

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie



Zuzana Sejfová

Fyziologie a funkční anatomie nektarivorních ptáků

Physiology and functional anatomy of nectarivorous birds

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Mgr. Štěpán Janeček, Ph.D.

Praha, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, dne

Podpis

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému školiteli Mgr. Štěpánu Janečkovi, Ph.D. za jeho ochotu a trpělivost při vedení mé bakalářské práce.

Abstrakt

Kolibříci, strdimilové a velká část kystráčků patří mezi specializované nektarivory, kteří si během evoluce vyvinuli řadu adaptací v reakci na specifitu stravy, kterou nektar představuje. Množství studií zabývajících se adaptacemi spojenými s trávením nektaru není nijak velké, ale stále roste. Jednou z vlastností těchto ptáků, která souvisí s konzumací převážně cukerných roztoků, je velmi rychlý a efektivní transport cukrů přes střevní epitel. Dále je také u těchto ptáků patrná výrazná tolerance k nízkým denním příjmům dusíku či k extrémnímu dennímu přísunu vody. Strdimilové a kystráčci jsou schopni regulovat míru absorpce vody ve střevech, kolibříci však tohoto schopni nejsou a absorbují všechnu přijatou vodu. Nadměrný příjem vody spojený s konzumací solí pouze v malé míře vedl v evoluci ke změnám v morfologii ledvin, které umožňují produkci nezvykle málo koncentrované moči. Známá a velmi dobře prostudovaná je schopnost kolibříků letu na místě. Ten bývá praktikován během krmení. Je usnadněn jedinečnou stavbou křídel, díky které je vykonaná práce rozložena do obou polovin cyklu křídel. To umožňuje kolibříkům krmení za letu po velmi dlouhou dobu i za podmínek, které nejsou k letu ideální. I strdimilové a kystráčci jsou během krmení schopni letu na místě. Mechanika tohoto letu je však odlišná od letu praktikovaného během krmení kolibříky a výrazně méně prostudována.

Klíčová slova:

nektarivorie, adaptace, fyziologie, kolibříci, strdimilové, kystráčci, trávení, osmoregulace, vířivý let, třepotání

Abstract

Hummingbirds, sunbirds and a large part of honeyeaters belong to the most specialized nectarivores. During the evolution they have developed a number of adaptations in reaction to the specificity of their diet. The amount of studies focused on the adaptations connected with the digestion of nectar is not big, but is still growing. One of the characteristics of these birds is very fast and effective transport of consumed sugars across the intestinal epithelium. Furthermore they are tolerant to a very low nitrogen intake and extremely high daily intake of water. Sunbirds and honeyeaters are able to modulate the rate of water absorption in the intestine, but hummingbirds are not and they absorb almost all the consumed water. During the evolution excessive water intake together with a low concentration of salt presented in the diet led to changes in renal morphology that allows the production of an exceptionally dilute urine. The hovering flight of hummingbirds is well known and very well studied. The unique anatomy of hummingbird's wings allows the power production also during upstroke. Thanks to this hummingbirds are able to hover for a very long time and even in condition that are unsuitable for flight. Also sunbirds and honeyeaters sometimes hover during feeding. Nevertheless the mechanics of their hovering flight is different to that performed by hummingbirds and markedly less studied.

Key words:

nectarivory, adaptation, physiology, hummingbirds, sunbirds, honeyeaters, digestion, osmoregulation, hovering flight

Obsah

Úvod.....	7
1. Nektar jako zdroj potravy.....	8
Rychlost průchodu potravy trávicím traktem	8
Trávení sacharidů	9
Proteiny, aminokyseliny a dusík	11
Osmoregulace.....	14
2. Krmení za letu.....	22
Kolibříci	22
Strdimilové.....	28
Kysráčci	29
Závěr	31
Použitá literatura	33

Úvod

Pro více než 1000 druhů ptáků z celého světa představuje nektar důležitou položku jídelníčku (Carstensen & Olesen 2009). Podstatnou část z nich představují druhy, pro které je nektar primárním zdrojem potravy. Ty patří převážně do 9 čeledí. Nejznámější z nich jsou američtí kolibříkovití (Trochilidae) z řádu svišťounů (Caprimulgiformes). Ostatní čeledi pak náleží mezi pěvce (Passeriformes): strdimilovití (Nectariniidae), kystráčkovití (Meliphagidae), kruhoočkovití (Zosteropidae), květozobovití (Dicaeidae) a některé druhy jihoafrických cukernatkovitých (Promeropidae), amerických Tangarovitých (Thraupidae) či havajských šatovníkovitých (Drepanididae). Australští papoušci (Lorini, Psittacidae) jsou poslední známou větší specializovanou nektarivorní skupinou (Stiles 1981).

Největší množství nektarivorních druhů ptáků lze najít v tropických oblastech starého a nového světa (Stiles 1981), v menší míře se však vyskytují na všech kontinentech s výjimkou Antarktidy a Evropy (Ortega-Olivencia *et al.* 2005). V Evropě bylo zaznamenáno v současnosti pouze 46 příležitostně nektarivorních druhů pěvců (da Silva *et al.* 2014).

Práce se zaměřuje na fyziologické adaptace u tří čeledí s největším zastoupením specializovaných nektarivorů. Těmi jsou kolibříkovití (dále kolibříci) čítající přes 330 druhů rozšířených po celé Jižní, Střední a části Severní Ameriky (McGuire *et al.* 2014), strdimilovití (strdimilové) s přibližně 130 druhy žijícími v Africe, jižní a jihovýchodní Asii a Indonésii (Cheke & Mann 2008) a kystráčkovití (kystráčci), pod které spadá asi 170 více či méně specializovaných druhů s výskytem převážně v Australii (Pyke 1980).

Ačkoliv je u těchto ptáků patrně mnoho zajímavých vlastností spojených s jejich způsobem života, v práci jsou diskutovány pouze ty z nich, které jsou přímo spojeny s konzumací nektaru. První část práce se věnuje adaptacím trávicí a vylučovací soustavy souvisejícím se složením nektaru. V druhé části jsou pak shrnuty základní znalosti o specifickém způsobu přístupu k nektaru pozorovaném u mnohých nektarivorů - o letu, při němž jedinec setrvává na místě.

1. Nektar jako zdroj potravy

Nektar je cukerný roztok produkovaný rostlinami. Pro své konzumenty bývá zdrojem dostatečného množství cukrů a vody, ale veškeré ostatní potřebné látky se v něm vyskytují pouze v malé míře (Baker & Baker 1983). Hlavními cukry jsou sacharóza, glukóza a fruktóza (Baker & Baker 1983; Bartoš *et al.* 2012). Ve velmi nízkých koncentracích mohou být přítomny i jiné cukry (Baker & Baker 1983). Různé druhy rostlin produkují nektar o různých koncentracích cukrů. V nektaru rostlin opylovaných ptáky bývají tyto koncentrace relativně nízké, v průměru 20-25 % w/w (Nicolson 2002).

Aminokyseliny přítomné v nektaru rostlin opylovaných ptáky jsou většinou součástí enzymů a jejich množství bývá malé (Baker & Baker 1983) a zdaleka nepokryje potřeby ptáků (Brice & Grau 1991). Často nektar obsahuje různé sekundární metabolity (Kessler & Baldwin 2006), někdy mohou být přítomny lipidy (Baker & Baker 1983) a výjimečně některé mikroorganismy (Mittelbach *et al.* 2015).

Aby získali potřebné množství energie, musí ptáci, vzhledem k poměrně nízké koncentraci rozpuštěných látek v nektaru, často přijímat vodu v míře značně přesahující jejich potřeby. Nadměrný přísun vody spojený s nedostatečným přísunem solí je jednou z největších fyziologických výzev spojených s nektarivorií.

Rychlost průchodu potravy trávicím traktem

Ptáci a netopýři mají objem a povrch střeva výrazně menší než stejně velcí nelétající savci. U povrchu je to asi o 36 %, u objemu dokonce o více než 50 %. Důvodem je pravděpodobně urychlení průchodu potravy trávicím traktem, celkové odlehčení organismu a snížení energetických nákladů při letu (Caviedes-Vidal *et al.* 2007). Mezi nimi, ptáci živící se převážně nektarem mají jeden z nejmenších povrchů tenkého střeva v poměru k velikosti (Mcwhorter *et al.* 2009). Poměrně dlouho je už známá extrémně vysoká rychlost průchodu potravy trávicím traktem kolibříků. Během pokusu prováděného na dvou druzích, *Selasphorus rufus* a *Calypte anna*, byly už po necelých 15 minutách od pozření některé molekuly radioaktivně značeného polyethylenglykolu (PEG) patrné v exkrementu. Za tuto dobu vyloučili kolibříci asi 50 % značeného PEG, po 4 hodinách už množství značeného PEG prakticky vůbec nenarůstalo, to znamená, že téměř všechny pozřené molekuly už trávicím traktem prošly (Karasov *et al.* 1986). Na rozdíl od kolibříků, nemají strdimilové a kystrácci vole, což má také vliv na urychlení průchodu potravy trávicím traktem. Ani jícen nemá v tomto případě uskladňující funkci (Collins *et al.* 1980a; Mbatha *et al.* 2002). Vzhledem

k tomu, že se většinou jedná o ptáky extrémně malé s vysokou intenzitou metabolismu a k faktu, že cukry tvoří hlavní položku denního příjmu energie, je třeba jejich velmi rychlá a efektivní absorpce.

Trávení sacharidů

V naprosté většině případů jsou cukry v nektaru přítomny ve formě sacharózy, glukózy a fruktózy v různých poměrech (Baker & Baker 1983; Bartoš *et al.* 2012). Sacharóza je štěpena enzymem nazývaným sacharáza. U specializovaných nektarivorů je v trávicím traktu přítomna ve větší míře než u nektarivorů příležitostných (Napier *et al.* 2013). Nejvyšší aktivitu vykazuje na začátku tenkého střeva a poté její množství postupně ubývá (McWhorter & Martínez del Rio 2000). Produktem štěpení jsou glukóza a fruktóza, které jsou následně v tenkém střevě absorbovány.

Transport cukrů přes střevní stěnu je extrémně rychlý a efektivní

Ačkoliv absorpce fruktózy má jistě také významnou roli, většina prací zabývajících se vstřebáváním jednoduchých cukrů u nektarivorních ptáků se zaměřuje na vstřebávání glukózy a závěry jsou publikovány spolu s předpokladem, že tendence pozorované u vstřebávání glukózy se nebudou v případě fruktózy výrazně lišit. Tento předpoklad se ukázal jako správný (Roxburgh & Pinshow 2002a). Známý jsou dvě cesty absorpce glukózy ve střevech. První z nich, cesta aktivního transportu, je kotransport jedné molekuly glukózy spolu s dvěma molekulami Na^+ pomocí SGLT1 přenašečů na apikální straně buněk střevního epitelu a následný přesun po koncentračním spádu do krevního řečiště. Tento mechanismus je spojen s funkcí Na/K ATPázy na bazolaterální straně buňky udržující Na^+ koncentrační gradient. Druhou, mezibuněčnou cestou, je pasivní přenos glukózy po koncentračním gradientu přes těsné spoje mezi buňkami střevního epitelu (Braun & Sweazea 2008).

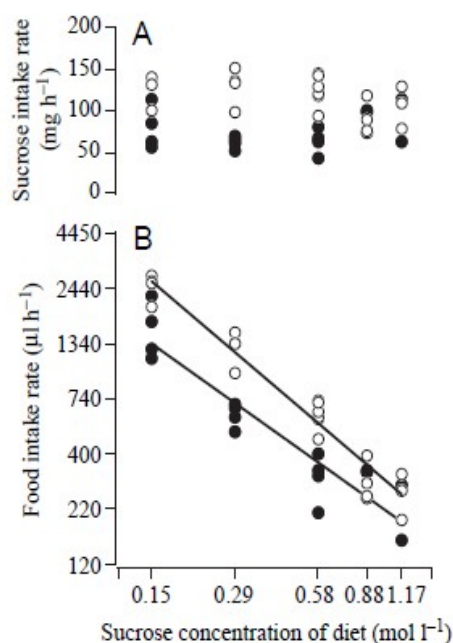
V roce 1986 Karasov a kol. poprvé změřili, mimo jiné, míru pasivní absorpce glukózy ve střevech nektarivorních ptáků. Konkrétně u *Selasphorus rufus* a *Calypte anna* (Trochilidae). Díky tomu, že glukóza se v přírodě vyskytuje ve dvou enantiomerech, jako L-glukóza a D-glukóza, a L-glukóza je absorbována pouze mezibuněčnou cestou, dá se po jejím označení snadno sledovat míra pasivního transportu. Výsledky měření odpovídají téměř nulové pasivní absorpci glukózy. Naopak naměřené hodnoty frakční absorpce D-glukózy (až 97 %) jsou extrémně vysoké a maximální rychlost $v_{\max}=1,46 \mu\text{mol}\cdot\text{min}^{-1}$ aktivního transportu je dokonce nejvyšší známá u obratlovců (Karasov *et al.* 1986; McWhorter *et al.* 2006).

Ve studii publikované v roce 2005 jsou však výsledky měření míry absorpce L-glukózy jiné a ukazují, že i pasivní transport výrazně přispívá k celkovému vstřebávání cukrů. Naměřená frakční absorpce L-glukózy u druhu *Selasphorus platycercus* se pohybuje v rozmezí 49-74 % a roste s narůstající koncentrací cukru ve stravě (McWhorter *et al.* 2006). Podobné hodnoty a stejná tendence byly následně zjištěny i u zástupců čeledi strdimilovití a kystráčekovití. Vyšší frakční absorpce L-glukózy pravděpodobně souvisí především s dobou trávení, která je u koncentrovanější stravy delší. (Napier *et al.* 2008a). I frakční absorpce D-glukózy, vypovídající o efektivitě aktivního transportu, je u strdimilů (97,7 %; Nicolson 1996) a kystráčeků (99,8 %; Napier *et al.* 2008) srovnatelná s extrémními hodnotami známými u kolibříků.

Extrémně rychlá absorpce cukrů umožňuje jejich okamžité využití. Kolibříci čerpají při půstu energii potřebnou k letu z mastných kyselin, ale během krmení téměř výhradně z právě přijatých sacharidů. Desítky procent (*Selasphorus rufus*: 30 %, *Calypte anna*: 40-50 %) absorbovaných sacharidů jsou okamžitě metabolizovány (Welch & Suarez 2007) a to nezávisle na tom, zda tyto představují sacharózu, glukózu či fruktózu, a na celkové koncentraci cukrů v nektaru (Chen & Welch 2014). U strdimilů a kystráčeků podobné studie chybí.

Preference cukrů souvisí s mírou specializace druhu

Stejně, jako celková koncentrace cukrů, tak i poměry sacharózy, glukózy a fruktózy se v nektarech konzumovaných ptáky liší. Ukazuje se, že dříve používané rozdělení na kolibříky preferující nektar bohatý na sacharózu a nektarivorní pěvce, kteří preferují nektar bohatý na fruktózu a glukózu (Martínez del Rio *et al.* 1992) není oprávněné. Strdimilové evidentně nevykazují preferenci hexózu (Lotz & Nicolson 1996). Množství sacharózy v běžně konzumovaném nektaru souvisí spíše s mírou specializace ptáka. Nektar rostlin opylovaných specializovanými nektarivory, jak v novém, tak ve starém světě,



Obr. 1: Grafy závislosti a) příjmu sacharózy na její koncentraci v přijímané potravě a b) celkového objemu přijímané potraviny na její koncentraci.

Zdroj: McWhorter *et al.* 2004

má v porovnání s nektarem rostlin opylovaných nektarivory příležitostnými větší celkový obsah cukrů a vyšší procento sacharózy (Johnson & Nicolson 2008). Preference sacharózy koreluje s množstvím sacharázy v trávicím traktu. Kolibříci a strdimilové většinou preferují nektar bohatý na sacharózu, pouze u velmi málo koncentrovaných cukerných roztoků dají přednost těm bohatším na hexózy. U kystráček se toto tvrdit nedá, protože různé druhy z nich vykazují různou míru specializace (Pyke 1980; Napier *et al.* 2013). Ptáci, mají-li na výběr, preferují stravu s vyšším obsahem cukrů. Při konzumaci velmi koncentrovaného nektaru, píjí navíc ještě čistou vodu (Nicolson & Fleming 2003). Při konzumaci stravy o nižších koncentracích pak kompenzují množství přijímané energie konzumovaným objemem (Downs 1997; McWhorter 2004; Kohler *et al.* 2012). Grafy na Obr. 1. zřetelně ilustrují tuto tendenci.

Hladina glykémie po jídle může být extrémně vysoká

Rozdíl hodnot glykémie naměřených během půstu a ihned po jídle je u specializovaných nektarivorních ptáku větší než u těch příležitostných. Naměřená hladina glykémie u *Chalcomitra ametistina* (Nectariniidae) je $11,52 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ během půstu a $16,1 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ ihned po krmení (Witteveen *et al.* 2014). U *Cinnyris oseus* je hladina glukózy v plasmě vyšší a rozpětí větší – $16 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ během půstu a $28,2 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ ihned po krmení (McWhorter 2004). U kolibříků je rozpětí ještě výraznější. I během půstu je koncentrace glukózy v krvi poměrně vysoká, pohybuje se okolo $14 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ přes den, $17 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ přes noc. Po krmení ovšem ještě stoupne, a to až na $41 \text{ mmol}\cdot\text{l}^{-1}$ (naměřeno u *Archilochus colubris*; Beuchat & Chong 1998). Ptáci sice mají běžně vyšší hodnoty glykémie než savci, takto výrazné fluktuace ale nejsou běžné. K vysokým hladinám glykémie pravděpodobně přispívá absence přenašeče GLUT4, který je u savců zodpovědný za přenos cukru z krve do svalů a snižování hladiny cukru v krvi po jídle. Během půstu pak možná i relativně nízká afinita přenašečů GLUT k glukóze (Welch *et al.* 2013). Přestože hladina glykémie po jídle stoupá, není ovlivněna koncentrací cukru ve stravě (Witteveen *et al.* 2014).

Proteiny, aminokyseliny a dusík

Nektar představuje bohatý zdroj cukrů, ale chudý zdroj proteinů či aminokyselin (AK). I hladiny dusíku jsou v nektaru příliš nízké, nedostačující pro denní potřeby ptáků (Brice & Grau 1991). Všichni nektarivorní ptáci proto doplňují dusík a aminokyseliny z jiných zdrojů a to převážně hmyzu a pylu. Poměr těchto dvou položek jídelníčku jako zdroje dusíku a AK je neznámý a pravděpodobně variabilní. U některých druhů by pouze pyl napadáný do nektaru mohl být dostačující na pokrytí denních potřeb (van Tets & Nicolson 2000), u jiných druhů pravděpodobně jako zdroj dusíku a AK nemá velký význam (Brice *et al.* 1989).

Hmyz jako zdroj AK i energie

Nektarivorní ptáci tráví několik minut (Roxburgh & Pinshow 2000; Lopez-Calleja 2003) až hodin (Pyke 1980; Riepert *et al.* 2011) denně krmením se hmyzem. Množství hmyzu v potravě se liší v různých ročních obdobích a výrazně stoupá během období hnízdění (Paton 1982).

Hmyz v jídelníčku představuje také zdroj energie. Pro *Sephanoides sephanoides* (Trochilidae) tvoří hmyz asi 9 % celkového denního příjmu energie. Při nedostatku nektaru konzumuje kolibřík větší množství hmyzu. Během experimentu, kdy měli kolibříci k dispozici libovolné množství mušek *Drosophila melanogaster*, však bez konzumace nektaru nebyli schopni pokrýt veškeré energetické náklady (Lopez-Calleja 2003). Dlouhý zobák charakteristický pro nektarivorní ptáky není na lov hmyzu příliš vhodný. U kolibříků byl během lovu drobné kořisti pozorován ohyb spodní čelisti umožňující široce rozevřít zobák a lov zefektivnit. Čelist kolibříků, která je plně srostlá, se ohýbá ve dvou směrech zároveň, je tedy výrazně deformována (Yanega & Rubega 2004). Tato jedinečná vlastnost upozorňuje na důležitost hmyzožravosti v průběhu evoluce kolibříků.

U *Cinnyris oseeus* (Nectariniidae) byla změřena efektivita trávení proteinů. Výsledky ukazují, že efektivita asimilace dusíku není závislá na koncentraci dusíku ve stravě a pohybuje se okolo 60 % (Roxburgh & Pinshow 2002a). Podobná efektivita asimilace proteinů je známa u kolibříků (Lopez-Calleja 2003) i kystráček (Paton 1982). Na množství přijaté potravy nemá v ní přítomná hladina dusíku vliv (McWhorter *et al.* 2002).

Neobyčejně malý příjem dusíku je dostačující pro udržení rovnováhy

Nektarivoři jsou tolerantnější k nedostatku dusíku než ptáci všežraví (Tsahar *et al.* 2005). Je známo, že zástupci kolibříkovitých i strdimilovitých vydrží deset dní bez jakéhokoliv přísunu dusíku (Brice & Grau 1991; Roxburgh & Pinshow 2000; Lopez-Calleja 2003). Chybějící dusík je dobírán primárně ze svalstva a po 10 dnech je evidentní úbytek hmotnosti některých orgánů, hlavně ledvin, svalnatého žaludku a tenkého střeva (Lopez-Calleja 2003).

Ve studiích zabývajících se obratem dusíku u ptáků byly většinou měřeny hodnoty TENL, „total endogenous nitrogen loses“, odpovídající ztrátám pozorovaných u ptáků krmených stravou s nulovým obsahem dusíku, a MNR, „maintanance nitrogen requirements“, odpovídající množství přijatého dusíku potřebného k udržení rovnováhy. Hodnoty MNR a TNEL u ptáků primárně konzumujících nektar jsou v průměru asi čtyřikrát menší než ty naměřené u všežravých ptáků (Tsahar *et al.* 2006) a, jak je patrné z Tabulky 1, odpovídají

pouze několika málo desítkám procent hodnot předpokládaných podle kalkulace publikované v roce 2000 autory Roxburgh a Pinshow. V jejich studii je na základě dat obdržených u 15 druhů ptáků definován vztah mezi MNR či TNEL a tělesnou hmotností jako $MNR=3,81 \cdot m^{0,64}$ a $TNEL=0,87 \cdot m^{0,70}$ (Roxburgh & Pinshow 2000).

čeleď	druh:	Tělesná hmotnost v g:	TNEL v $mgN \cdot kg^{-0,75} \cdot den^{-1}$:	TNEL v $mgN \cdot den^{-1}$:	Předpokládané TNEL v $mgN \cdot den^{-1}$:	Naměřené TNEL ku předpokladu v %:	MNR v $mgN \cdot kg^{-0,75} \cdot den^{-1}$:	MNR v $mgN \cdot den^{-1}$:	Předpokládané MNR v $mgN \cdot den^{-1}$:	Naměřené MNR ku předpokladu v %:	zdroj:
Meliphagidae	<i>Phylidonyris novaehollandiae</i>	20	56,8	3,01	7,08	42%	88	4,67	25,92	18%	Paton 1982
Nectariniidae	<i>Cinnyris oseus</i>	6,7	81	1,90	3,29	58%	165	3,90	12,87	30%	Roxburgh & Pinshow 2000
Nectariniidae	<i>Cinnyris chalybeus</i>	8	-	-	-	-	254	6,80	14,42	47%	van Tets & Nicolson 2000
Trochillidae	<i>Calypte costae</i>	3,5	78	1,12	2,09	54%	77	1,11	8,49	13%	Brice & Grau 1991
Trochillidae	<i>Eugens fulgens</i>	7,5	78	1,98	3,57	56%	158	4,03	13,83	29%	McWhorter et al. 2002
Trochillidae	<i>Lampornis clemenciae</i>	7,9	64	3,24	3,70	88%	122	1,69	14,30	12%	McWhorter et al., 2002
Trochillidae	<i>Archilochus alexandrii</i>	2,7	46	0,54	1,74	31%	86	1,01	7,19	14%	McWhorter et al. 2002
Trochillidae	<i>Sephanoides sephanoidea</i>	6,22	68	1,33	3,13	43%	68	1,42	12,27	12%	Lopez-Calleja 2003

Tabulka 1: Hodnoty TNEL a MNR naměřené u některých druhů kysráčků, strdimilů a kolibříků v jednotkách $mgN \cdot kg^{-0,75} \cdot den^{-1}$. Porovnání hodnot s predikcí podle Roxburgh & Pinshow, 2000.

Zdroje: Brice & Grau 1991; Lopez-Calleja 2003; T. J. McWhorter et al. 2003; Paton 1982; Roxburgh & Pinshow 2000; van Tets & Nicolson 2000

Ačkoliv hodnota MNR vyjadřuje množství dusíku, které je třeba přijmout pro udržení rovnováhy, byl většinou i při takovémto přísunu dusíku pozorován úbytek tělesné hmotnosti. Toto může být způsobeno nevhodným poměrem esenciálních a neesenciálních aminokyselin (Lopez-Calleja 2003).

Ze všech měření je evidentní korelace mezi mírou MNR a TNEL. Nízká potřeba dusíku je částečně vysvětlitelná jeho malými ztrátami. Jak je možné, že jsou denní ztráty dusíku u nektarivorů tak nízké není zatím známo. Tsahar et al. měřili TNEL u špačka obecného (*Strurnus vulgaris*) a zjistili, že při krmení nektaru podobnou stravou se ztráty dusíku nesníží (Tsahar et al. 2005). To napovídá domněnce, že si nektarivoři během evoluce vyvinuli mechanismy, kterými dusík v těle zadržují. Vzhledem k tomu, že nektar je chudý zdroj lipidů a vlákniny, může být jednou z možností snížená produkce některých trávicích enzymů, které by jinak byly vyloučeny spolu s nestrávenou potravou. Tomu odpovídá i fakt, že většina dusíku je z těla vyloučená ve formě kyseliny močové a jejích solí či amoniaku (McWhorter et al. 2002). Množství tzv. fekálního dusíku, tedy dusíku vyloučeného z trávicího traktu spolu s nestrávenou potravou, představuje jen velmi malé procento jeho celkových ztrát. U strdimilů druhu *Cinnyris oseus* bylo pozorováno snížení množství dusíku vyloučeného ve formě solí kyseliny močové při jeho sníženém příjmu. Snížená koncentrace těchto solí přítomných ve

vyložené tekutině, která obsahovala pouze 64 % množství přítomného v moči v močovodu, potvrzuje existenci postrenálních modifikací moči (Roxburgh & Pinshow 2002b). Preest, Folk a Beuchat o rok později potvrdili přítomnost bakterií schopných dekompozice kyseliny močové a jejich draselných solí ve střevech *Calypste anna* (Trochilidae). Ty by mohly hrát v recyklaci dusíku významnou roli. Neví se však, v jaké míře k dekompozici v podmínkách střev dochází, ani zda je takto získaný dusík následně absorbován přes střevní epitel (Preest *et al.* 2003).

Osmoregulace

Koncentrace cukrů v nektaru se liší podle druhu rostliny i podle aktuálních vnějších podmínek. V nekrytých nektariích může být po dešti extrémně nízká (Corbet *et al.* 1979). Protože nektarivorní ptáci přizpůsobují objem přijímané potravy celkovému množství přijaté energie (Downs 1997; Goldstein & Bradshaw 1998; McWhorter 2004; Kohler *et al.* 2012), často denní příjem vody mnohonásobně přesahuje tělesnou váhu jedince (McWhorter 2003; Bakken & Sabat 2006). Rekordní množství přijaté vody v poměru k váze bylo zaznamenáno u druhu *Cinnyris talatala* (Nectariniidae), který se při krmení stravou o cukerné koncentraci 1 M a dostatečném přísunu solí dokáže bez problému vyrovnat s příjmem vody odpovídajícím více než osminásobku své tělesné váhy (Purchase *et al.* 2010).

Strdimilové a kystrácci, na rozdíl od kolibříků, regulují míru absorpce vody ve střevě

Schopností čelit extrémním přísunům vody a mechanismy osmoregulace u kolibříků se ve svém review z roku 1990 zabývali Beuchat, Calder a Braun, kteří postulovali hypotézu, že ne všechna přijatá voda je přes stěnu střevního epitelu absorbována, a že kolibříci mohou být schopni regulovat míru absorpce vody ve střevech (Beuchat *et al.* 1990). O pár let později byla u *Selasphorus platycercus* měřena frakční absorpce vody při krmení stravou o různé koncentraci sacharidů a jejich hypotéza byla vyvrácena. Frakční absorpce, vyjádřená jako procento vody absorbované z celkového přijatého množství, se pohybovala mezi 60 a 100 %. Míra absorpce byla variabilní, ale na množství přijaté vody nezávislá (McWhorter & Martínez del Rio 1999). U *Sephanoides sephanooides* je i při dvojnásobném denním příjmu vody, než je jeho tělesná hmotnost, frakční absorpce vody v trávicím traktu asi 90 % (Bakken & Sabat 2006).

V roce 2003 byla frakční absorpce vody změřena i u strdimilů. Procento absorbované vody se u *Cinnyris oseeus* pohybovalo od 33 % do 100 % a, na rozdíl od kolibříků, nelineárně klesalo při zvyšujícím se příjmu vody (McWhorter 2003). Při experimentální stravě o nejnižší koncentraci cukrů ($292 \text{ mol} \cdot \text{l}^{-1}$) tvořil denní příjem vody až dvojnásobek tělesné váhy a, na

rozdíl od *S. sephanioides* (90 %), frakční absorpce vody byla pouze o malinko vyšší než 36 % (McWhorter 2003). *Cinnyris talatala* sníží při krmení stravou o koncentraci sacharidů $250 \text{ mmol} \cdot \text{l}^{-1}$ frakční absorpci vody asi o 50 %, za stejných podmínek je i *Phylidonyris novaehollandie* (Meliphagidae) schopen snížit procento vody absorbované přes střevní stěnu. Ke snížení ovšem dochází o něco pomaleji a není tak výrazné, stále je absorbováno asi 70 % přijímané vody (Purchase *et al.* 2013a). Absorpce vody ve střevě je pravděpodobně z velké části vyvolána osmoticky, přenosem solí a cukrů přes stěnu trávicího traktu. K omezení frakční absorpce však dochází nezávisle na příjmu cukrů. Při stejném celkovém příjmu cukrů bylo při krmení koncentrovanější stravou absorbováno na jednu molekulu sacharózy větší množství vody než při krmení stravou méně koncentrovanou (McWhorter 2003). Mechanismus regulace zatím není znám.

Stavba ledvin odpovídá jejich nízké koncentrační schopnosti

Nektarivorní ptáci musí vylučovat velké objemy vody, naopak ale šetřit soluty. Vyloučená tekutina proto musí být extrémně málo koncentrovaná. Tomu je přizpůsobena i stavba ledvin, kdy naprostou většinu tvoří kůra a dřeň zaujímá pouze nepatrné procento objemu. U *Calypte anna* (Trochilidae) přibližně 89,7 % objemu ledviny tvoří kůra, asi 7,8 % představují hlavní cévy a pouhých 2,4 % je tvořeno dřeně (Casotti *et al.* 1998). Ptačí ledviny obsahují dva typy nefronů, které se od sebe liší v přítomnosti či nepřítomnosti Henleovy kličky. Nefrony s Henleovou kličkou zodpovědné za hypertonicitu dřeně, která je důležitá pro finální koncentraci moči, představují obvykle u ptáků asi 10-30 % všech nefronů (Goldstein & Braun 1989). V jedné ledvině jedince druhu *Calypte anna* bylo však těchto nefronů nalezeno pouze 40-131, cca 0,4% celkového množství nefronů. (Casotti *et al.* 1998). Stejně tak u *Phylidonyris novaehollandie* (Meliphagidae) představuje kůra 82,6 % a dřeň pak pouze 4,5 % objemu ledvin, množství nefronů s H. kličkou je menší a schopnost koncentrovat moč je tak omezena (Casotti & Richardson 1992). U dalších zástupců kystráček se poměr objemu kůry a dřeně v ledvinách liší v závislosti na přirozeném habitatu druhů, vždy však převažuje kůra. I strdimily vylučovaná tekutina je velmi málo koncentrovaná a předpokládá se, že stavba ledvin je podobná jako u obou výše zmíněných čeledí (Lotz & Nicolson 1999).

Beuchat a kol. předpokládali, že za účelem zefektivnění glomerulární filtrace budou mít kolibříci větší množství glomerulů, než je u ptáků běžné a že jejich velikost bude v průměru větší. Celkový počet glomerulů v ledvině *Calypte anna* byl opravdu až dvojnásobný oproti počtu předpokládanému na základě tělesné hmotnosti. Průměrná velikost byla ovšem menší. Nebylo to způsobeno menší minimální velikostí glomerulů, ale výrazně menším

procentuálním zastoupením těch větších. Větší glomeruly jsou typické pro nefrony s Henleovou kličkou, kterých se v ledvině jedince *C. anna* nachází extrémně málo, zjištění tedy nebylo nijak překvapující i když předpoklad potvrzen nebyl (Beuchat *et al.* 1999).

Při nedostatečném příjmu vody míra glomerulární filtrace rychle klesá

Množství vylučované tekutiny lze v ledvinách regulovat na dvou úrovních, a to regulací míry glomerulární filtrace (GF) nebo regulací zpětné absorpce v tubulech nefronů. Poté, co McWhorter a Martínéz del Rio zamítli hypotézu regulace absorpce vody v trávicím traktu, uveřejnili domněnku, že kolibříci v reakci na variabilní a často extrémně vysoký příjem vody mají vysokou a velmi dobře regulovanou míru glomerulární filtrace (McWhorter & Martínez del Rio 1999). Ta se ukázala jako správná jen částečně. U kolibříka *Selasphorus platycercus* je v glomerulech během dne každou hodinu profiltrováno 0,9-2,3 ml krevní plasmy. Glomerulární filtrace je největší k večeru, výrazně menší ráno a není závislá na rostoucím příjmu vody. Naopak na nedostatek vody reagují tyto kolibříci velmi citlivě a už během 1,5 hodiny bez přístupu k vodě znatelně sníží míru GF. Snížení míry glomerulární filtrace při nedostatečném příjmu vody je běžné i u jiných druhů ptáků, ovšem v řádu dní, nikoli hodin (Bakken 2004). Míra glomerulární filtrace byla posléze měřena také u druhu *Sephanoides sephanoides* a stejně jako u *S. platycercus* byla pozorována citlivost na nedostatek vody a naopak necitlivost na zvyšující se příjem vody (Bakken & Sabat 2006).

U jedinců druhu *Cinnyris oseeus* se během dne míra glomerulární filtrace pohybuje mezi 0,8 a 3,6 ml·hod⁻¹ (McWhorter 2004). Yokota *et al.* na základě měření míry GF u ptáků o různé tělesné hmotnosti spočítali střední hodnotu GF vztaženou k váze jedince, která odpovídá 1,24·M^{0,69} ml·hod⁻¹ (Yokota *et al.* 1985). Podle tohoto předpokladu by *C. oseeus* o tělesné váze 5,8 g měla profiltrovat 4,17 ml·hod⁻¹. Průměrná denní naměřená GF však byla 1,97 ml/hod (McWhorter 2004), tedy pouhých 47 % z předpokladu. U výše zmíněného *Selasphorus platycercus* je míra GF předpokládána na základě výpočtu 3 ml·hod⁻¹. I večerní (tedy nejvyšší) naměřené hodnoty, odpovídající 2,3 ml·hod⁻¹, jsou (podobně jako u *C. oseeus*) nižší než ty předpokládané (Bakken 2004).

Stejně jako u zástupců kolibříků, tak i u druhů *Cinnyris talatala* (Nectariniidae) a *Phylidonyris novaehollandie* (Meliphagidae) jsou evidentní denní fluktuace v míře glomerulární filtrace. Hodnoty naměřené ráno jsou až o 74 % (*C. talatala*) či 86 % (*P. novaehollandie*) nižší než odpoledne, což podle všeho souvisí s rehydratací organismu po noci bez příjmu vody. Zároveň je míra GF nezávislá na zvyšujícím se příjmu vody během dne

(Purchase *et al.* 2013a). Při snížené teplotě (15 °C) ovšem korelace mezi mírou GF a objemem přijaté vody patrná je. (McWhorter 2004).

Kromě míry glomerulární filtrace, můžou ptáci regulovat množství vylučované tekutiny regulací zpětné absorpce (reabsorpce) některých složek primární moči v tubulech nefronů a ve sběrném kanálku. Reabsorpce vody je vyvolána osmoticky v reakci na zpětnou absorpci solutů. S větším množstvím přijaté vody frakční reabsorpce vody v tubulech klesá. U *Cinnyris oseus* (Nectariniidae) může při konzumaci málo koncentrované stravy klesnout z původních 98 % až na 60 % (McWhorter 2004). Taktéž u zástupců druhu *Selasphorus platycercus* (Trochilidae) frakční reabsorpce vody v ledvinách negativně koreluje s množstvím přijaté vody (Bakken 2004).

Finální koncentraci vylučované tekutiny mohou výrazně ovlivnit postrenální modifikace
Osmotická koncentrace sekundární moči odebrané z močovodu i vyloučené tekutiny negativně koreluje s příjmem vody u zástupců všech tří nektarivorních čeledí (Lotz & Martínez Del Rio 2004; McWhorter 2004; Purchase *et al.* 2013b). U *Cinnyris oseus* se molalita osmoticky aktivních částic přítomných v moči odebrané z močovodu pohybuje mezi 15 a 329 mmol·kg⁻¹ vody. Ta je ale většinou stále znatelně vyšší než molalita osmoticky aktivních částic vyloučené tekutiny, která se pohybuje mezi 12 a 95 mmol·kg⁻¹ vody (McWhorter 2004). Při porovnání s běžnými hodnotami osmotické koncentrace v plasmě ptáků (331±32 mmol·kg⁻¹; Skadhauge 1981) je patrná schopnost strdimilů vylučovat velké množství vody za minimálních ztrát solutů. Podstatná část zpětné absorpce vody probíhá v kloace a je velmi dobře regulována. Strdimilové a kysráčci jsou v extrémních případech schopni díky postrenálním modifikacím vylučovat tekutinu o osmolaritě vyšší než je osmolarita plasmy. Při krmení 0,63 M sacharóзовým roztokem o koncentraci NaCl odpovídající 200 mmol/l je osmolarita vylučované tekutiny u *Phylidonyris novaehollandie* (Meliphagidae) 368 mOsmol/l a u *Cinnyris talatala* (Nectariniidae) dokonce až 499 mOsmol·l⁻¹ (Purchase *et al.* 2013b).

Také u kolibříků jsou postrenální modifikace moči důležité a vylučovaná tekutina je často mnohem méně koncentrovaná než moč v močovodu. Naopak při extrémním přísunu solí (krmení roztokem o koncentraci NaCl 100 mmol/l) vylučovali jedinci druhu *Selasphorus rufus* tekutinu, kde koncentrace Na⁺ byla až dvakrát vyšší než v moči v močovodu. Celková osmolarita však nebyla měřena (Lotz & Martínez Del Rio 2004). Průměrná molalita všech osmoticky aktivních částic (osmolalita) v moči 8 druhů kolibříků se pohybovala okolo 54 až

89 mOsmol·kg⁻¹ vody, což by mělo odpovídat asi 1/6 až 1/4 běžných hodnot molality osmoticky aktivních částic v ptačí plasmě. Osmolalita plasmy byla však měřena pouze u dvou z těchto druhů a to orientačně, jedním měřením. U *Selasphorus rufus*, jehož osmolalita moči byla v průměru 81 mOsmol·kg⁻¹ vody, byla naměřená koncentrace osmolytů v plasmě 344 mOsmol·kg⁻¹ vody. Osmolalita moči byla tedy ani ne čtvrtinová ve srovnání s osmolalitou plasmy. Osmolalita moči *Selasphorus platycercus* (54 mOmol·kg⁻¹) pak odpovídala méně jak šestině osmolality plasmy (Hiebert & Calder 1983).

Celkový příjem energie ovlivňuje i koncentrace solí v potravě

I přes schopnost produkovat málo koncentrovanou moč, musí vzhledem k velkým vylučovaným objemům vody nektarivoři během dne vylučovat i poměrně velké množství elektrolytů. U *Cinnyris talatala* (Nectariniidae) tvoří asi 23 % všech elektrolytů vyloučených v moči během dne Na⁺ a K⁺ ionty (Fleming *et al.* 2004). Tito ptáci tedy často musí řešit trade off mezi udržením hladiny životně důležitých iontů a příjmem energie.

V roce 2010 byla publikována studie zabývající se vlivem obsahu solí v potravě na celkovou energetickou bilanci strdimilů druhu *Cinnyris talatala* a kystráček druhu *Phylidonyris novaehollandie* (Purchase *et al.* 2010). Ptáci byli během experimentu krmeni 0,1 M sacharózovým roztokem s různým množstvím přidaných solí NaCl a KCl. Nejvýraznější ztráty tělesné váhy byly u obou druhů zaznamenány po 2 dnech potravy bez solí či pouze s obsahem KCl v koncentraci 20 mmol·l⁻¹, ale bez obsahu Na⁺. Naopak jako nejideálnější se jevila strava s celkovým obsahem solí 20 mmol·l⁻¹, kde NaCl a KCl byly v poměru 1:1. Oba druhy konzumovaly větší objem (tedy i celkový energetický příjem byl vyšší) nektaru s vyšším obsahem solí. Limitujícím faktorem se zdál být spíše množství Na⁺ v potravě než množství K⁺. Při nedostatku těchto iontů v cukerném roztoku byl konzumován menší objem a celkový příjem energie byl nižší. U *Cinnyris talatala* se při stravě o koncentraci sacharózy 0,1 mol·l⁻¹ jako dostačující k udržení rovnováhy zdála koncentrace Na⁺ odpovídající 5 mmol·l⁻¹. U *Phylidonyris novaehollandie* byla tato koncentrace o něco vyšší, což pravděpodobně souvisí s větší tělesnou hmotností a při koncentraci NaCl 20 mmol·l⁻¹ v potravě, odpovídala hladina K⁺ i Na⁺ v plasmě hladinám naměřeným u volně žijících jedinců (Purchase *et al.* 2010), tedy asi 152,6-156,4 mmol·l⁻¹ v případě Na⁺ a 5,2-6,5 mmol·l⁻¹ v případě K⁺ (Goldstein & Bradshaw 1998).

V roce 2013 pak stejní autoři publikovali studii zabývající se příjmem solí a jeho regulací u obou už dříve studovaných druhů, tedy *Cinnyris talatala* (Nectariniidae) a *Phylidonyris*

novaeollandie (Meliphagidae). V části studie měli ptáci na výběr z roztoků o pěti různých koncentracích sacharózy v rozmezí od 0,075 mol·l⁻¹ do 0,63 mol·l⁻¹ s různými obsahy NaCl. V druhé části pak byla koncentrace cukrů konstantní (0,63 mol·l⁻¹), lišily se pouze koncentrace solí a ptáci neměli na výběr. Z výsledků studie vyplývá, že během každých 6 hodin, kdy pokus probíhal, měli ptáci tendenci konzumovat konstantní množství NaCl. U *Cinnyris talatala* to bylo 0,408 mmol NaCl a u *Phylidonyris novaeollandie* 0,54 mmol při sacharózové koncentraci 0,63 mol·l⁻¹ či 1,06 mmol při krmení stravou o koncentraci sacharózy 0,315 mol·l⁻¹ (Purchase *et al.* 2013b). (Pro porovnání: denní příjem Na⁺ u *P. novaeollandie* se v přírodě pohybuje v zimě okolo 0,27 mol·l⁻¹ a v létě okolo 0,34 mol·l⁻¹; Goldstein & Bradshaw 1998.) Autoři v diskuzi porovnávají denní příjem NaCl v experimentálních podmínkách s množstvím solí konzumovaným *C. talatala* spolu s nektarem v přírodě. Ten představuje přibližně 1/20 množství jimi naměřeného. Uveřejňují proto domněnku, že hmyz má v potravě význam nejen jako zdroj proteinů či dusíku, ale i jako zdroj iontů (Purchase *et al.* 2013b).

Jiný názor publikovali v roce 1983 Calder a Hiebert poté, co měřili koncentraci solí v moči 8 druhů kolibříků krmených nektary či cukernými roztoky o různých koncentracích solí. Ti tvrdí, že množství solí přítomné v nektaru, kterým se kolibříci běžně krmí, pokryje většinu denních ztrát (Hiebert & Calder 1983). V roce 2004 však byla provedena studie na druhu *Selasphorus rufus* (Trochilidae). Ptáci byli během experimentu krmení nejdříve roztokem o různých koncentracích sacharózy bez obsahu NaCl a poté roztokem o koncentraci sacharózy 0,632 mol·l⁻¹ a různém obsahu NaCl. Množství iontů ve vyloučené tekutině rostlo s koncentrací NaCl ve stravě. Nejnižší naměřená koncentrace Na⁺ a K⁺ ve vyloučené tekutině odpovídala 0,4 mmol·l⁻¹ u Na⁺ a 0,2 mmol·l⁻¹ u K⁺. Z porovnání minimálních ztrát iontů s jejich denním přísunem v přírodě vyplývá, že stejně jako u dvou výše uvedených nektarivorních pěvců, i u *S. rufus* hmyz v potravě přispívá také k udržení stabilní hladiny iontů v těle. Na rozdíl od nich, však kolibřík jevil intoleranci vůči koncentracím NaCl v potravě vyšším než 35 mmol·l⁻¹. Při vyšších koncentracích soli v potravě vylučovali testovaní kolibříci extrémní množství vody, evidentní byla neschopnost ledvin koncentrovat moč (Lotz & Martínez Del Rio 2004).

Míra tělesné evaporace může mít velký vliv na celkovou vodní bilanci jedince

Mimo výdeje v podobě tělních exkretů, odchází značné množství vody z těla také evaporací, a to přes pokožku a z velké části dýchacími cestami (Powers *et al.* 2012). Zřejmě je možná modulace množství vody ztraceného touto cestou. U dvou druhů strdimilů byly zaznamenány

větší ztráty vody evaporací z povrchu těla při větším denním příjmu vody. Při denním příjmu vody 6 ml či 8 ml ztratili jedinci druhu *Cinnyris chalybeus* evaporací asi 3 ml vody za 24 hodin. Při krmení méně koncentrovaným sacharózovým roztokem a celkovém denním příjmu vody mírně přesahujícím 15 ml pak byla evaporace 1,6krát vyšší a představovala ztrátu téměř třetiny vody přijaté během celého dne (Lotz & Nicolson 1999). Druh *Cinnyris talala* také reagoval na větší příjem vody zvýšením tělesné evaporace. Množství vody ztracené touto cestou se během dne pohybovalo mezi 0 a 1,55 ml·hod⁻¹. Spolu s *C. talatala* byla pozorována reakce v podobě změny míry evaporace na různý denní příjem vody i u *Phylidonyris novaehollandie*. Na rozdíl od strdimilů však u tohoto kystráčka korelace míry evaporace s celkovým denním příjmem vody pozorována nebyla. U *C. talatala* byla průměrná ztráta vody evaporací během dne stanovena na 0,56 ml·hod⁻¹, u *P. novaehollandie* pak 0,63 ml·hod⁻¹ (Purchase *et al.* 2013a). Množství vody vyloučené evaporací bylo u obou dvou výše zmíněných studií stanoveno na základě výpočtu, jako rozdíl množství vody přijaté či vzniklé metabolismem a množství vody vyloučené. Stanovené hodnoty byly mezi jedinci velmi variabilní.

U kolibříků byla přibližná míra tělesné evaporace vypočtena už dříve na základě nepřímě měřených změn vzdušné vlhkosti. Míra tělesné evaporace vztažená na jednotku byla pro zástupce šesti druhů, které byly předmětem studie, stanovena na základě výpočtu na 6,2 až 33 μl·g⁻¹·hod⁻¹. Extrémně vysoká míra evaporace (33 μl·g⁻¹·hod⁻¹) byla pozorována u jedince druhu *Calypte costae* při teplotě 41,2 °C. Při takovéto míře evaporace by během noci jedinec ztratil asi 40 % veškeré vody organismu (Lasiewski 1964). Během této studie bylo také pozorováno výrazné snížení evaporace během torporu. V roce 2007 publikovali Bakken a Sabat studii zaměřenou na ztráty vody evaporací u *Sephanoides sephanoides*. Hodnoty naměřené přes den (54 μl·hod⁻¹) byly nižší než ty noční, kdy se během každé hodiny odpařilo v průměru 65 μl vody (Bakken & Sabat 2007). Průměrná váha studovaných ptáků byla 5,9 g, stanovena míra evaporace po vztažení na jednotku váhy tedy odpovídá asi 9,15 μl·g⁻¹·hod⁻¹ během dne a 11 μl·g⁻¹·hod⁻¹ během noci a je srovnatelná s dříve naměřenými hodnotami. Tělesná evaporace v této studii byla během dne měřena přímo jako nárůst vzdušné vlhkosti, noční hodnoty však byly vypočteny, stejně jako u dříve uvedených druhů strdimilů a kystráčků, na základě hodinového příjmu a výdeje vody. Pokud uvedené hodnoty odpovídají realitě, během noci by takto ztracená voda představovala až 28 % veškeré vody organismu. Autoři studie však v diskusi uvádí, že výsledky nočního měření je třeba brát s rezervou, protože se bohužel nepodařilo zajistit pro ptáky během experimentu ideální podmínky a byl

zanedbán případný vliv doby hypotermie. Nedávno byla přímo měřena ztráta vody evaporací pouze dýchacími cestami (respirační evaporace) během vířivého letu u 6 druhů volně žijících kolibříků. Nejnižší míra respirační evaporace byla naměřena u *Lampornis clemenciae* a odpovídá $44,4 \mu\text{l}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{hod}^{-1}$, nejvyšší, odpovídající $112,8 \mu\text{l}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{hod}^{-1}$, pak u *Archilochus colubris* (Powers *et al.* 2012).

Při porovnávání výše uvedených hodnot tělesné evaporace je třeba mít na paměti rozdílné metody stanovení i nesporný vliv vnějšího prostředí, jako je teplota a vlhkost vzduchu, velikost jedince (respektive povrch těla a celkový objem vody organismu).

Během noci čelí nektarivorní ptáci dehydrataci

Doposud se text zabývá převážně (s výjimkou tělesné evaporace) osmoregulací během dne a výzvami, které představuje příjem velkého množství nadbytečné vody. V noci je ale situace výrazně odlišná, nedochází ke krmení a prakticky jediný zdroj vody představuje metabolismus. Množství vody vzniklé metabolismem u druhu *Cinnyris chalybeus* (Nectariniidae) bylo na základě klidového metabolismu vypočteno přibližně na $2 \text{ ml}\cdot\text{den}^{-1}$, tedy průměrně $83 \mu\text{l}\cdot\text{hod}^{-1}$ což při stravě o koncentraci $1,2 \text{ mol}\cdot\text{l}^{-1}$ může představovat až 1/3 veškerého denního příjmu vody (Lotz & Nicolson 1999). U jedinců druhu *Sephanoides sephanioides* (Trochilidae) pak byla vypočtena produkce metabolické vody na $22 \mu\text{l}\cdot\text{hod}^{-1}$ během dne, či $23 \mu\text{l}\cdot\text{hod}^{-1}$ během noci, což by znamenalo produkci přibližně $0,54 \cdot\text{hod}^{-1}$ z toho během noci asi 0,27 ml. Tato hodnota je však s největší pravděpodobností nadnesena vzhledem k nižší než optimální teplotě během měření a zanedbání části noci strávené v hypotermii či torpotu. Studie však přináší jednu velmi podstatnou informaci a to, že noční ztráty vody evaporací představují ztráty výrazně většího množství vody, než je vyprodukováno metabolismem (Bakken & Sabat 2007).

V noci tedy hrozí nektarivorním ptákům dehydratace. Za účelem minimalizace ztrát vody během noci zastavují zástupci všech tří nektarivorních čeledí kompletně činnost ledvin. Glomerulární filtrace se ukázala jako extrémně citlivá k nedostatku vody a během noci byly naměřené hodnoty míry GF prakticky nulové (Bakken 2004; Purchase *et al.* 2013a). Redukce míry glomerulární filtrace je s největší pravděpodobností řízena hormonálně a způsobena vasokonstrikcí pre-glomerulárních artérií u nefronů bez Henleovy kličky. Protože u ptáků se, na rozdíl od savců, vyskytuje portální ledvinový oběh, ledviny jsou stále zásobeny malým množstvím žilní krve a nedojde k ischemii (Smith *et al.* 2000)

Ptáci se na nedostatečný přísun vody připravují už v pozdních odpoledních hodinách. Jedinci druhu *Cinnyris talatala* (Nectariniidae) přijímají k večeru asi o 30 % více vody než ráno. Naopak vylučují méně vody než během dne. Množství vody zadržované v organismu tak asi 2 hodiny před setměním stoupá z 2,6 ml·hod⁻¹ na 4,4 ml·hod⁻¹, to znamená až o 74 %. Po rozednění pak rychle roste jak příjem vody, tak objem vyloučené tekutiny a později během dne je obojí víceméně konstantní (Fleming *et al.* 2004). S tím souvisí i změny v tělesné váze. Ta je největší k večeru a nejmenší okolo poledne (Hou *et al.* 2015).

Na energetickou i vodní bilanci během noci má u kolibříků nepochybně nezanedbatelný vliv doba, kterou stráví v hypotermii či torporu. Jedinci všech výše zmíněných druhů kolibříků, kteří byli examinováni během noci, strávili 10-15 % noci v hypotermii či torporu (Bakken 2004; Bakken & Sabat 2007). Ačkoliv se hypotermie vyskytuje i u některých strdimilů (Downs & Brown 2002) a kystráčeků (Collins *et al.* 1980b), u žádného z examinovaných jedinců výše uvedených druhů těchto čeledí nebyla zaznamenána.

2. Krmení za letu

Mimo výzvy, které pro ptáky představuje konzumace nektaru ve velké míře spojené s jeho složením, musí také řešit otázku přístupu k potravě. Ne všechny květy jsou totiž dosažitelné ze sedu, ptáci proto někdy bývají během krmení nuceni k letu na místě.

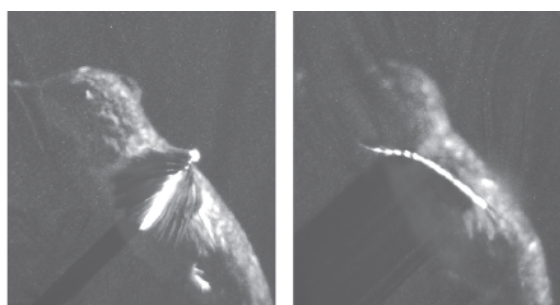
Kolibříci

Nejvýrazněji je tento způsob přístupu k nektaru rozšířen u kolibříků, kteří mu jsou také nejlépe přizpůsobeni. Během evoluce se u nich vyvinula řada jedinečných morfologických a anatomických adaptací (Hedrick *et al.* 2012), které umožňují efektivní let na místě. Křídla jsou roztažená v průběhu celého jejich cyklu a jejich špička opisuje osmičku (Weis-Fogh 1972). Let proto bývá označován jako let vířivý (Westerkamp, 1990). Kolibříci jsou tak schopni nepřerušovaného letu na místě po dobu několika minut. Nejdéle byl pozorován v experimentálních podmínkách mladý samec *Calypte costae*, který se takto vznášel celých 50 minut (Lasiewski 1963).

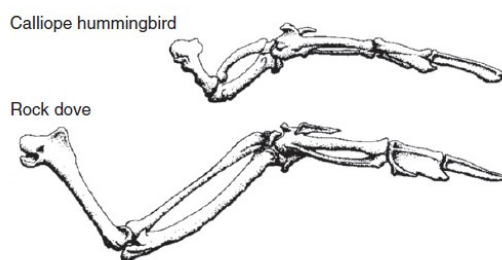
Díky výrazné rotaci křídla přispívá i jeho zvedání k vytvoření výsledné vztlakové síly

Už dlouho je známo, že kolibřík koná nezanedbatelnou práci i během zvedání křídla, a i druhá polovina cyklu křídel určitou měrou přispívá k udržení výšky (Savile 1950), jinými slovy druhá polovina cyklu křídel je také aerodynamicky aktivní. Konkrétně úder křídla dolů vytváří asi 75 % a zvedání křídla pak okolo 25 % celkem vytvořeného vztlaku (Warrick *et al.*

2005). To je možné především díky výrazné rotaci křídla. Kost pažní (humerus) rotuje u kolibříků v průběhu cyklu křídel kolem své osy asi o 80° (Hedrick *et al.* 2012). Zároveň je také silná a výrazně zkrácená (Mayr 2003). Redukce tohoto a dalších proximálních skeletálních elementů křídla, kterou ilustruje Obr. 3, umožňuje rotaci relativně větší plochy křídla vyvolanou rotací v rameni, loktu a zápěstí. Nejvýrazněji přispívá k celkové rotaci končetiny rotace v zápěstí (Hedrick *et al.* 2012). Rotace křídla je patrná na Obr. 2.



Obr. 2: Rotace křídla kolibříka *Selasphorus rufus* během třepotání A) uprostřed zvedání křídla a B) uprostřed úderu křídla dolu
zdroj: Tobalske 2010



Obr. 3: Porovnání proporcí kostry křídla kolibříka *Stellula calliope* a holuba *Columba livia*. Upraveno pro porovnání na shodnou délku ruční části.
zdroj: Tobalske 2010

Stavba svalů odpovídá jejich extrémní zátěži

Hlavní létací svaly, sval prsní (musculus pectoralis) a sval podklíčkový (musculus supracoracoideus), představují u kolibříků přes 20 % (Welch *et al.* 2013), u druhu *Selasphorus rufus* dokonce asi 30 % (Suarez *et al.* 1991), tělesné hmotnosti. Sval prsní, ovlivňující sklon křídla a zodpovědný za úder křídla dolů, je stejně jako u ostatních ptáků větší. Podklíčkový sval, který zvedá křídlo nahoru a rotuje jím naznak, je však u kolibříků extrémně vyvinut (Tobalske 2007) a dosahuje až poloviny váhy svalu prsního (Savile 1950).

V obou zmíněných svalech kolibříků je patrná velká hustota mitochondrií, které představují téměř 35 % celkového svalového objemu a mají velmi vyvinutou vnitřní membránu. Výrazná je i hustota kapilár, které tvoří až 9 % celkového objemu svalů (Suarez *et al.* 1991). Tyto vlastnosti umožňují extrémně vysoké míry metabolismu známé u kolibříků během vířivého letu (Pearson 1950; Lasiewski 1963; Hainsworth & Wolf 1972a; Suarez *et al.* 1990). Maximální míra oxidace glukózy v letových svalech kolibříků je $18,4 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$, maximální míra oxidace mastných kyselin pak $3,6 \mu\text{mol}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{min}^{-1}$ (Suarez *et al.* 1990).

Frekvence a amplituda úderů i sklon křídel ovlivňuje velikost vytvořené vztlačové síly

Jedním z obecně známých charakteristik jsou vysoké frekvence úderů křídel umožňující kolibříkům jak let prakticky na místě, tak pohyb o poměrně vysoké rychlosti (Clark & Dudley 2015). Frekvence úderů křídel klesá s rostoucí tělesnou vahou (Weis-Fogh 1972; Altshuler &

Dudley 2003). U zástupců 43 druhů volně žijících andských kolibříků se frekvence úderů křídel pohybuje od necelých 20 Hz pozorovaných u druhu *Patagona gigas* o tělesné hmotnosti 24 g, který je největším zástupcem této čeledi, po téměř 70 Hz u druhu *Phaethornis ruber* vážícího 2,35 g (Altshuler & Dudley 2003). Vzhledem k tomu, že údaje o frekvenci úderů křídel u *P. gigas* se mezi autory liší a *P. ruber* není nejmenším zástupcem, lze očekávat, že skutečný rozsah frekvencí úderů křídel všech kolibříků během vířivého letu bude větší. Někdy je uváděn rozsah frekvencí mezi 8 a 80 Hz (Greenewalt 1962, podle Tobalske 2010),

Regulace vztlakové síly probíhá pomocí změny amplitudy úderu, tedy úhlu mezi nejvyšší a nejnižší polohou křídla na začátku a v polovině (tzn. po ukončení úderu dolu) jeho cyklu. Ta se pohybuje mezi 130 ° a 180 ° a je větší u jedinců o vyšší hmotnosti (Weis-Fogh 1972; Altshuler & Dudley 2003). Zaznamenány byly i menší amplitudy, např.: *Archilochus colubris* – 114 ° (Song *et al.* 2014).

Další aspekt, který výrazně ovlivňuje interakci křídla s okolním vzduchem je úhel náběhu, tj. úhel mezi křídlem a směrem k němu proudícího vzduchu (dále α). Obecně platí, že vztlaková síla roste spolu s velikostí α , ale pouze do určité míry, dokud se pod křídlem nezačnou vytvářet turbulentní víry. Velikost hraničního úhlu závisí na rychlosti proudícího vzduchu. Velikost úhlu α se u kolibříků v průběhu cyklu křídel výrazně mění, během pohybu křídla dolů však bývá větší než během jeho zdvihání, u *Archilochus colubris* jsou střední hodnoty $\alpha = 33^\circ$ při pohybu křídla dolů a $\alpha = 24^\circ$ při jeho zvedání (Song *et al.* 2014), u *Selasphorus rufus* nepatrně větší $\alpha = 36^\circ$ při pohybu křídla dolů a $\alpha = 26^\circ$ při jeho zvedání (Warrick *et al.* 2005).

Pohyb křídel při vhodné kombinaci výše uvedených parametrů vede k vytvoření vertikální vztlakové síly, která by (za předpokladu, že pták zůstává na místě) měla být rovna síle gravitační působící na ptáka. V průměru je jeden úder křídla samičky *Archilochus colubris* vážící 3,4 g zodpovědný za produkci vztlakové síly o síle asi 0,022 N, zvedání křídla pak vytváří vztakovou sílu asi 2,5krát nižší, tj. 0,009 N (Song *et al.* 2014). Zátěž křídel neboli tíha, kterou musí křídla ptáka během letu nést vztažena na jednotku plochy křídla, pak u *Archilochus colubris* představuje asi 40 N·m⁻² (Chai *et al.* 1996). Krmící se jedinec stabilizuje svoji polohu na základě vizuálních podnětů v okolí (Goller & Altshuler 2014).

Vířivý let je extrémně energeticky náročný

Kolibříci patří mezi nejmenší endotermní organismy. Míra bazálního metabolismu vztažená na jednotku hmotnosti je u takto malých živočichů velmi vysoká. Během letu pak ještě výrazně stoupá. Míry metabolismu vztažené na jednotku hmotnosti, které byly naměřeny u na místě letících kolibříků, patří mezi nejvyšší zaznamenané u endotermních živočichů (Lasiewski 1963). Míry metabolismu za standardních (bazálních) podmínek a během vířivého letu naměřené u některých druhů jsou uvedeny v Tabulce 2.

druh:	tělesná hmotnost (g):	míra standardního metabolismu ($\text{ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$):	míra metabolismu během vířivého letu ($\text{ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$):	zdroj:
<i>Selasphorus rufus</i>	3,9	10*	38,3	Suarez et al. 1990
	3,6	3,4	-	Lasiewski 1963
	4,5	-	42-128	Lasiewski 1963
<i>Calypte anna</i>	4,1	12,3*	68	Pearson 1950
	5,4	3,9	-	Lasiewski 1963
	4,1	-	68-105	Lasiewski 1963
<i>Selasphorus sasin</i>	3,5	14,9*	85	Pearson 1950
	3,2	3,6	134-147	Lasiewski 1963
<i>Archilochus colubris</i>	3,5	-	42	Chai et al. 1998
	3,2	4,3	-	Lasiewski 1963
<i>Calypte costae</i>	3	2,8	42	Lasiewski 1963
<i>Stellula calliope</i>	2,6	4	-	Lasiewski 1963
	2,3	-	66	
<i>Eulampis jugularis</i>	8,8	4	-	Hainsworth & Wolf 1970
	10	-	43	Wolf & Hainsworth 1971

Tabulka 2: Míra standardního metabolismu a metabolismu během vířivého letu u několika zástupců kolibříků.

* míra klidového metabolismu

Zdroje: Peng Chai et al. 1998; Lasiewski 1963; Pearson 1950; Suarez et al. 1990

Zajímavým faktem je, že míra metabolismu během vířivého letu naměřená u samce *Eulampis jugularis* vážícího 10 g odpovídá $43,4 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (Wolf & Hainsworth 1971), což je srovnatelné s mírou metabolismu u třígramového *C. costae* – $42,4 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (Lasiewski 1963). Hainsworth a Wolf (1972) poté na základě teoretických výpočtů založených na tělesné hmotnosti, velikosti křídel a hustotě vzduchu dochází k závěru, že energetické výdaje během vířivého letu vztažené na jednotku váhy nejsou u kolibříků o různých tělesných hmotnostech odlišné a pro kolibříka o vyšší tělesné hmotnosti je tedy krmení se za letu relativně energeticky náročnější (Hainsworth & Wolf 1972a).

Během letu je podíl létacích svalů na celkové energetice organismu až 90 % (Chai & Dudley 1995). Část metabolicky vyprodukované energie svalu je následně proměněna ve svalovou práci, část je uvolněna ve formě tepla. Metabolická produkce energie ve svaích za jednotku

času představuje metabolický příkon $= P_{\text{met}}$ a práce vykonaná svaly za jednotku času pak svalový výkon $= P_{\text{mus}}$ (Tobalske 2007). Poměr $P_{\text{met}}/P_{\text{mus}}$, neboli svalová efektivita, je při vířivém letu okolo 10 % (Chai & Dudley 1995). Výkon svalu (P_{mus}) musí být dostačující na rozpohybování samotných křídel a interakci křídel s okolním vzduchem. Celkový výkon svalu se tedy liší podle síly potřebné k interakci s okolním vzduchem a ta se zase liší (mimo jiné) s rychlostí okolního proudícího vzduchu, nebo s letovou rychlostí ptáka, proto i P_{mus} je závislý na letové rychlosti. Pro ptáky má křivka závislosti P_{mus} na letové rychlosti tvar písmene U, nejméně energeticky náročné jsou lety při střední rychlosti (Rayner 1979).

U kolibříků by se tato křivka údajně měla podobat spíše písmenu J, takže let na místě by pro ně měl být relativně méně energeticky náročný (Berger 1985, podle Altshuler & Dudley, 2002). Nedávná studie energetické náročnosti letu kolibříků *Calypte anna* a *Selasphorus sasin* při různých rychlostech okolního proudícího vzduchu však ukazuje, že tomu tak není vždy. Naopak, křivka závislosti energetické náročnosti na rychlosti letu připomínala písmeno J pouze u dvou jedinců. V ostatních případech se příliš nelišila od u ptáků běžné „U-křivky“ (Clark & Dudley 2015). Podle autorů studie souvisí tvar křivky závislosti se zátěží křídel, tedy s jejich plochou a tělesnou vahou jedince. Tuto myšlenku uvádějí v reakci na pozorovanou vyšší intenzitu metabolismu u druhu *S. sasin* v porovnání s druhem *C. anna* při nízkých rychlostech okolního proudícího vzduchu když při vysokých rychlostech okolního proudícího vzduchu jsou míry metabolismu obou ptáků shodné. Právě křídla *S. sasin* jsou totiž více zatížena než křídla *C. anna* (Clark & Dudley 2015).

Na mechaniku a energetiku letu má vliv počasí, nadmořská výška i orientace květu

Míra metabolismu je silně závislá na teplotě prostředí. Míra klidového metabolismu u *Lampornis clemenciae* či *Eugens fulgens* se pohybuje v rozmezí mezi 2 až 10 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$. S rostoucí teplotou prostředí míra metabolismu klesá asi o 0,23 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ u *L. clemenciae* či o 0,3 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$ u *E. fulgens* (Lasiewski & Lasiewski 1967). I během krmení při rostoucí teplotě prostředí intenzita metabolismu klesá. Pokud kolibřík u krmení sedí, míra metabolismu klesá asi o 0,73 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1} \cdot ^\circ\text{C}^{-1}$. V případě, že letí, je pokles více jak 10x menší, jen pouhé 2 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$, ze 44 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ při 5 °C na 42 ml $\text{O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ při 35 °C. Stejně tak s rostoucí teplotou klesá frekvence úderu křídlů a změna teploty má vliv i na amplitudu úderu, která je naopak v teplejším prostředí větší (Chai *et al.* 1998).

I při stabilních vnějších podmínkách se v rámci jednoho druhu mechanika a energetické náklady spojené s letem na místě mohou lišit mezi pohlavími (Chai & Dudley 1996; Chai *et al.* 1996). Chai a Dudley sledovali vliv pohlavního dimorfismu na schopnost vířivého letu u druhu *Archilochus colubris*. Samičky byly oproti samečkům těžší (4,3-4,6 g – samice, 3,7-4,2 g – samci), ale měly také větší rozpětí a celkovou plochu křídel (12-12,8 cm² – samice, 8,9-9,7 cm² – samci), takže zátěž na jednotku plochy křídla (v N·m⁻²) u nich byla menší. Při postupném snižování hustoty vzduchu vykazovaly větší odolnost a přestávaly být schopny letu na místě při nižších hustotách než samci. Frekvence úderů křídel byla během vířivého letu tohoto druhu vyšší u samic. (Chai & Dudley 1995).

Také vlastnosti rostliny, která je zdrojem nektaru, mohou ovlivňovat způsob a náročnost letu. Podle orientace květu, ze kterého kolibřík nektar saje, se mění jeho tělesný úhel, pozice hlavy a také míra metabolismu. Při krmení ze svisle zavěšených květů je míra metabolismu asi o 10 % vyšší než při krmení z květů orientovaných vodorovně či se 45° sklonem (Sapir & Dudley 2013). Při letu v extrémní blízkosti (tj. vzdálenost méně než 1,7krát délka křídla) země naopak míra metabolismu v důsledku interakcí proudícího vzduchu s pevnou plochou klesá až o 34 % (Kim *et al.* 2014). Mění se tělesný úhel a úhel ocasu, ale frekvence i amplituda úderů zůstávají stejné. Je pravděpodobné, že kratší vzdálenost nejen od země, ale i od okolní vegetace může ulehčit jedincům energetické náklady spojené s krmením za letu.

Zajímavá je změna kinematiky vířivého letu podél elevačního gradientu. Protože je ve vyšších nadmořských výškách řidší vzduch, je třeba vynaložit větší sílu na udržení stabilní výšky, zároveň ale klesá koncentrace O₂. Altshuler & Dudley (2003) zkoumali letové schopnosti *Selasphorus platycercus* a *Selasphorus rufus* ve vzduchu o různé hustotě a koncentraci O₂. U obou druhů byla pozorována vyšší frekvence i amplituda úderu ve vyšších nadmořských výškách. Při postupném snižování pouze hustoty vzduchu, rostla frekvence úderů křídel i amplituda křídel až k hodnotám blízkým 180 °, poté už kolibříci vířivého letu nebyli dále schopni. Při postupném snižování kyslíku ve vzduchu amplituda úderu opět rostla, avšak frekvence úderů klesla až o 2,4 Hz, kdy začali jedinci místo letu usedat (Altshuler & Dudley 2003). Stejně tendence byly pozorovány i u *Archilochus colubris*. Pozorovaní zástupci přestávali být schopni vířivého letu při asi 12 % O₂ a hustotě 75 kg·m⁻³, tedy při vlastnostech vzduchu odpovídajícím výšce asi 4000 m.n.m. (Chai & Dudley 1996). Při poklesu pouze hustoty vzduchu, byla hraniční hodnota asi 55 kg·m⁻³, tedy hustota odpovídající hustotě vzduchu v přibližně 6000 m.n.m. (Chai & Dudley 1995).

Kolibříci žijící ve vyšších nadmořských výškách mají větší křídla, tedy relativně sníženou zátěž na plochu křídla. Paradoxně mají i vyšší tělesnou hmotnost, důvod není zcela jasný. Možná je to důsledek větších létacích svalů či větších křídel, popřípadě by důvodem mohla být termoregulace (Altshuler *et al.* 2004).

Některé druhy kolibříků běžně létají i za deště. Srážky o nízké až střední intenzitě pro ně díky impregnaci křídel a schopnosti oklepávat se a tím odstraňovat vodu z těla i během letu (Ortega-Jimenez & Dudley 2012b) nepředstavují žádnou velkou komplikaci. Při intenzitě odpovídající $24 \text{ mm} \cdot \text{hod}^{-1}$ však déšť působí na křídla silou 6,4 mN. Vezmeme-li v úvahu, že u kolibříka o váze 4-5 g je míra na něj působící gravitační síly je maximálně 50 mN je patrné že dopadající kapky představují pro letícího kolibříka výraznou zátěž. Jedinci druhu *Calypte anna* reagují na takovouto zátěž během vířivého letu změnou tělesného úhlu (navzdory očekávání se celé tělo položí horizontálněji), zmenšením amplitudy a zvýšením frekvence úderů křídel (Ortega-Jimenez & Dudley 2012a).

Strdimilové

Ač to není obecně příliš známo, i strdimilové někdy navštěvují květy za letu a jsou schopni letu na místě. Petra Wester v nedávno publikovaném review shrnuje pozorování letu během krmení u celkem 46 druhů strdimilů (Wester 2013a). Způsob letu, který je během krmení strdimily (i ostatními nektarivorními pěvci) praktikován, je odlišný od letu kolibříků a bývá označován jak let třepotavý (Zimmer 1943). Některé druhy byly pozorovány třepotajíc během krmení jen výjimečně (Greig-Smith 1980), jiné při většině návštěv rostliny (Geerts & Pauw 2009; Janecek *et al.* 2011). Jedinci druhu *Nectarinia famosa* absolvovali asi 80 % návštěv květů invazní rostliny *Nicotiana glauca* za letu (Geerts & Pauw 2009). Druh *Cyanomitra oritis* běžně během krmení třepotá i přesto, že se v blízkosti květu nachází vhodné místo k sezení (Padyšáková & Janeček 2016). Ptáci byli pozorováni třepotajíc většinou po dobu několika sekund, nejdéle třepotal již zmíněný druh *N. famosa*, až 30 s (Geerts & Pauw 2009).

Wester při popisu letu *Nectarinia famosa* a *Cinnyris chalybeus* třepotajících u květů *Salvia* a *Lycium* uvádí, že si jedinci počínali velmi obratně a byli dokonce schopni letu vzad (Wester 2013b). Jediná studie, která blíže přibližuje mechaniku letu u strdimilů, však pochází z roku 1943. Autor v ní na základě videí třepotajícího jedince druhu *Chalcomitra senegaliensis* popisuje průběh cyklu křídla. Veškerý záběr je v tomto případě vykonán pouze úderem křídla dolů, během zvedání křídla nahoru jsou letky sklopené, takže odpor vzduchu je minimální. Špička křídla při pohledu ze strany opisuje elipsu, která oproti volnému letu není nijak

výrazně zploštělá. Celková pozice těla je naopak oproti volnému letu svislejší. Frekvence úderů křídel tohoto jedince je asi 10 Hz a amplituda 160-170 °. Strdimilové nejsou schopni nepřetržitého třepotavého letu a nepravidelně, po několika cyklech křídel, nastává krátká pauza, která může trvat dobu odpovídající polovině či celému cyklu (Zimmer 1943).

O energetické náročnosti třepotavého letu strdimilů chybějí informace

Standardní míry metabolismu naměřené u strdimilů jsou podobné hodnotám předpokládaných na základě tělesné váhy (Prinzinger *et al.* 1989). Prinzinger v roce 1992 měřil míru metabolismu u kolibříků a strdimilů o srovnatelné tělesné hmotnosti, *Sephanoides sephanoides* (5,7 g) a *Aethopyga christinae* (5,2 g). Jako bazální hodnoty byly v tomto případě stanoveny nejnižší hodnoty naměřené v noci mimo dobu strávenou v torporu. U kolibříka míra takto definovaného metabolismu odpovídala $6,47 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ a byla naměřena při teplotě 22 °C, u strdimila byla míra metabolismu nižší, $4,1 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$, naměřená při teplotě 33 °C. Oba druhy pak vykazovaly asi 50 % pokles míry metabolismu během noci oproti denním hodnotám (Prinzinger *et al.* 1992).

Bohužel míra metabolismu u třepotajících jedinců není známa. Křivka energetické náročnosti v závislosti na rychlosti letu má pro strdimily tvar písmena U. Pro *Nectarinia johnstoni* je nejméně energeticky náročný let o rychlosti $8\text{-}10 \text{ m} \cdot \text{s}^{-1}$. Při snižující či zvyšující se rychlosti energetická náročnost rychle stoupá (Evans & Thomas 1992). Měřena byla energetická náročnost letu na krátkou vzdálenost u *Cinnyris oseus* (8 g). Spotřeba O_2 odpovídala $303,6 \text{ ml O}_2 \cdot \text{hod}^{-1}$, tedy asi $38 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (Hambly 2004). Jedinci během experimentu často třepotali. Při porovnání se špačkem (*Sturnus vulgaris*), u kterého třepotání pozorováno nebylo a spotřeba O_2 během letu na krátkou vzdálenost byla $52,7 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$ (Hambly 2004), jsou energetické náklady na krátký let u *C. oseus* relativně nízké. I přes vysoké energetické náklady s ním spojené je tedy let na místě méně energeticky náročný, než časté vzletávání a usedání.

Kystráčky

U kystráček je krmení za letu méně časté. Doposud bylo pozorováno pouze u 15 druhů (Wester 2013a). Je to přisuzováno relativně vyšší tělesné hmotnosti v porovnání se zástupci z výše diskutovaných čeledí (Pyke 1981) a také nižší míře specializace u velké části rodů (Pyke 1980).

G. Pyke pozoroval u jedince druhu *Acanthorhynchus tenuirostris*, který v přírodě třepotá během krmení příležitostně, v experimentálních podmínkách krmení převážně za letu a to

často i v případě, že jedinec měl, kam si sednout (Pyke 1981). Autor se domnívá, že kromě hmotnosti jedince, ovlivňuje chování během krmení (tedy to, zda jedinec sedí či třepotá) nejen možnost si sednout, ale také vzájemná vzdálenost jednotlivých květů. Pokud byly květy blíže k sobě, jedinec třepotal častěji, přesun mezi květy byl pak rychlejší a pták mohl za jednotku času pozřít více nektaru. S rostoucí vzdáleností jednotlivých květů pak byl jedinec pozorován častěji během krmení sedící (Pyke 1981).

V této studii autor odhaduje energetickou náročnost letu během krmení u tohoto jedince na $0,250 \text{ J} \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{s}^{-1}$ (Pyke 1981), což by odpovídalo spotřebě asi $45 \text{ ml O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \cdot \text{hod}^{-1}$. Jedná se pravděpodobně o jediný dostupný údaj přibližující energetickou náročnost třepotavého letu u kystráčků. Výpočet je však založen na údajích o energetice třepotavého letu známých u kolibříků (Hainsworth & Wolf 1972b) a nemusí se tedy vůbec odpovídat realitě.

Závěr

Koevoluce s rostlinami, spojená pro ptáky s konzumací tekuté, někdy hůře přístupné, nepřiliš koncentrované stravy bohaté na cukry a chudé na aminokyseliny i soli vedla během evoluce k vytvoření mnoha shodných adaptací u zástupců všech tří velkých nektarivorních čeledí.

Z oblastí, kterými se tato práce zabývala, je patrná extrémně rychlá a efektivní absorpce cukrů (Karasov *et al.* 1986; Lotz & Nicolson 1996; Napier *et al.* 2008a), vysoké hladiny glykémie po jídle (Beuchat & Chong 1998; McWhorter 2004), tolerance vůči nízkým denním příjmům dusíku (Brice & Grau 1991; Roxburgh & Pinshow 2000; Lopez-Calleja 2003), schopnost extrémního ředění vylučované tekutiny (Hiebert & Calder 1983; McWhorter 2004) i výrazná redukce glomerulární filtrace při nedostatečném přísunu vody (Bakken 2004; Purchase *et al.* 2013a).

Rozdíl je naopak evidentní v míře absorpce přijaté vody ve střevech. Zatímco kolibříci absorbují téměř veškerou přijatou vodu bez ohledu na její množství (McWhorter & Martínez del Rio 1999; Bakken & Sabat 2006), nektarivorní pěvci jsou schopni absorpci v závislosti na koncentraci stravy přizpůsobovat potřebám organismu (McWhorter 2003; Purchase *et al.* 2013a).

Naprosto zásadní je pak odlišnost v přístupu ke květu během získávání nektaru. Vzhledem k architektuře rostlin jimi opylovaných, přistupují často kolibříci ke květu z volného prostoru, krmí se tedy za letu. Díky volným kloubům a zkrácené loketní části křídel (Hedrick *et al.* 2012) konají křídla práci při pohybu dolu i nahoru (Warrick *et al.* 2005). Kolibříci jsou tak schopni extrémně dlouho nepřerušovaného letu prakticky na místě (Lasiewski 1963). Špička křídel při něm opisuje osmičku, let proto bývá označován jako vířivý (Westerkamp 1990). U nektarivorních pěvců je let během krmení méně známý, avšak častější než se dříve myslelo (Wester 2013a). Na rozdíl od kolibříků, vykonává křídlo veškerou práci během pohybu dolů a jeho špička opisuje elipsu stejně jako během volného letu (Zimmer 1943).

Množství dostupných informací týkajících se letu během krmení je mezi jednotlivými čeleděmi značně nevyvážené. Způsob vířivého letu praktikovaného kolibříky je velmi dobře prostudovaný. Publikované studie se zabývají jak kinematikou, tak energetickou náročností letu u jedinců obou pohlaví, mnoha druhů a za různých podmínek. Velká část z nich není v této práci zmíněna. Naopak znalosti týkající se třepotavého letu strdimilů a kystáček jsou minimální. Většina publikací se omezuje pouze na popis chování během krmení, tedy četnost

a popřípadě dobu návštěv květů za letu. Dostupné informace o mechanice letu během krmení či jeho energetické náročnosti jsou minimální.

Podobná nevyváženost je patrná i u problematiky adaptací souvisejících se složením nektaru jakožto hlavní položkou jídelníčku. Nejvíce dostupných informací je o kolibřících, nejméně pak o čeledi kystráčekovitých. Dále je také patrné poměrně nízké množství examinovaných druhů. Ze zástupců kystráčeků byly veškeré studie dělány povětšinou na jednom druhu, který patří mezi specializovanější nektarivory v rámci čeledi. Nemyslím si, že toto množství je dostačující k utváření závěrů o celé čeledi.

Problematická je část práce zabývající se tělesnou evaporací. Metody měření se v jednotlivých studiích liší, často je však tělesná evaporace stanovena na základě výpočtu, jako rozdíl vody přijaté či metabolicky produkované a vyloučené. Domnívám se, že publikované hodnoty jsou většinou silně nadhodnocené a vliv vnějších podmínek je nedostatečně diskutován. Sami autoři v mnoha případech uvádí, že výsledky je třeba brát pouze orientačně a připouští nepřesnosti ve výpočtu, které mohou výsledky výrazně zkreslit. Tělesná evaporace by zřejmě mohla hrát výraznou roli v celkové vodní bilanci organismu, pro její upřesnění je však třeba přesnějších měření.

Co se týče trávicí a vylučovací soustavy, pokrývají dle mého názoru publikované práce, i přes jejich nepřílišnou četnost, poměrně dobře adaptace ptáků na veškeré výzvy, které nektar jako primární strava představuje. Zatím se však bohužel (ale zároveň i pochopitelně) omezují spíše na popisy jevů více než na jejich vysvětlení. Mechanismy regulace absorpce vody a zadržování dusíku v těle či principy tolerance extrémních rozdílů hladiny glykémie během dne tvoří velmi zajímavé podněty k dalšímu bádání.

Další volný prostor ke studiu představuje let nektarivorních pěvců. Znalosti týkající se mechaniky a energetické náročnosti třepotavého letu by mohly pomoci přiblížit představu o koevoluci rostlin a jejich ptačích opylovačů.

Použitá literatura

- Altshuler D.L., Dudley R.** (2002): The ecological and evolutionary interface of hummingbird flight physiology. *The Journal of Experimental Biology* 205: 2325–2336.
- Altshuler D.L., Dudley R.** (2003): Kinematics of hovering hummingbird flight along simulated and natural elevational gradients. *The Journal of experimental biology* 206: 3139–3147.
- Altshuler D.L., Dudley R., McGuire J. a.** (2004): Resolution of a paradox: hummingbird flight at high elevation does not come without a cost. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 101: 17731–17736.
- Baker H.G., Baker I.** (1983): Floral nectar sugars constituents in relation to pollinator type. *Handbook of experimental pollination biology*. 141.
- Bakken B.H.** (2004): Hummingbirds arrest their kidneys at night: diel variation in glomerular filtration rate in *Selasphorus platycercus*. *Journal of Experimental Biology* 207: 4383–4391.
- Bakken B.H., Sabat P.** (2006): Gastrointestinal and renal responses to water intake in the green-backed firecrown (*Sebanoides sebanoides*), a South American hummingbird. *AJP: Regulatory, Integrative and Comparative Physiology* 291: R830–R836.
- Bakken B.H., Sabat P.** (2007): Evaporative water loss and dehydration during the night in hummingbirds. *Revista Chilena de Historia Natural* 80: 267–273.
- Bartoš M., Janeček Š., Padyšáková E., Patáčová E., Altman J., Pešata M., Kantorová J., Tropek R.** (2012): Nectar properties of the sunbird-pollinated plant *Impatiens sakeriana*: A comparison with six other co-flowering species. *South African Journal of Botany* 78: 63–74.
- Berger M.** (1985): Sauerstoffverbrauch von Kolibris (*Colibri coruscans* und *C. thalassinus*) beim Horizontalflug. *Biona-Report* 3: 307–314.
- Beuchat C.A., Calder W.A., Braun E.J.** (1990): The integration of osmoregulation and energy balance in Hummingbirds. *Physiological Zoology* 63: 1059–1081.
- Beuchat C.A., Chong C.R.** (1998): Hyperglycemia in hummingbirds and its consequences for hemoglobin glycation. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* 120: 409–416.
- Beuchat C.A., Preest M.R., Braun E.J.** (1999): Glomerular and medullary architecture in the kidney of Anna's hummingbird. *Journal of Morphology* 240: 95–100.
- Braun E.J., Sweazea K.L.** (2008): Glucose regulation in birds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 151: 1–9.
- Brice A.T., Dahl K.H., Grau C.R.** (1989): Pollen Digestibility by Hummingbirds and Psittacines. *The Condor* 91: 681–688.
- Brice A.T., Grau C.R.** (1991): Protein requirements of Costa's hummingbirds *Calypte costae*. *Physiological Zoology* 64: 611–626.
- Carstensen D.W., Olesen J.M.** (2009): Wallacea and its nectarivorous birds: nestedness and modules. *Journal of Biogeography*.
- Casotti G., Richardson K.C.** (1992): A stereological analysis of kidney structure of honeyeater birds (Meliphagidae) inhabiting either arid or wet environments. *Journal of Anatomy* 180: 281–288.
- Casotti G., Beuchat C. a., Braun E.J.** (1998): Morphology of the kidney in a nectarivorous bird, the Anna's hummingbird *Calypte anna*. *Journal of Zoology* 244: 175–184.
- Caviedes-Vidal E., McWhorter T.J., Lavin S.R., Chediack J.G., Tracy C.R., Karasov W.H.** (2007): The digestive adaptation of flying vertebrates: high intestinal paracellular absorption compensates for smaller guts. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104: 19132–19137.
- Clark C.J., Dudley R.** (2015): Hovering and forward flight energetics in Anna's and Allen's hummingbirds. *Physiological and biochemical zoology : PBZ* 83: 654–662.
- Collins B.G., Cary G., Packard G.** (1980a): Energy Assimilation, Expenditure and Storage by the Brown Honeyeater, *Lichmera indistincta*. *Journal of Comparative Physiology B* 137: 157–163.
- Collins B.G., Cary G., Payne S.** (1980b): Metabolism, thermoregulation and evaporative water loss in two species of Australian nectar-feeding birds (family Meliphagidae). *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology* 67: 629–635.
- Corbet S.A., Willmer P.G., Beament J.W.L., Unwin D.M., Prys-Jones O.E.** (1979): Post-secretory

- determinants of sugar concentration in nectar. *Plant, Cell and Environment* 2: 293–308.
- Downs C.T.** (1997): Sugar digestion efficiencies of Gurney's sugarbirds, Malachite sunbirds, and Black sunbirds. *Physiological Zoology* 70: 93–99.
- Downs C.T., Brown M.** (2002): Nocturnal Heterothermy and Torpor in the Malachite Sunbird (*Nectarinia famosa*). *The Auk* 119: 251–260.
- Evans M.R., Thomas A.L.R.** (1992): The aerodynamic and mechanical effects of elongated tails in the scarlet-tufted malachite sunbird: measuring the cost of a handicap. *Animal Behaviour* 43: 337–347.
- Fleming P.A., Gray D.A., Nicolson S.W.** (2004): Circadian rhythm of water balance and aldosterone excretion in the whitebellied sunbird *Nectarinia talatala*. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 174: 341–346.
- Geerts S., Pauw A.** (2009): African sunbirds hover to pollinate an invasive hummingbird-pollinated plant. *Oikos* 118: 573–579.
- Goldstein, D.L., Bradshaw S.D.** (1998): Regulation of water and sodium balance in the field by Australian Honeyeaters (Aves: Meliphagidae). *Physiological Zoology* 71: 214–225.
- Goldstein D.L., Braun E.J.** (1989): Structure and concentrating ability in the avian kidney. *The American journal of physiology* 256: R501–9.
- Goller B., Altshuler D.L.** (2014): Hummingbirds control hovering flight by stabilizing visual motion. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 111: 18375–80.
- Greenewalt C.H.** (1962): Dimensional relationships for flying animals. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 144: 1–46.
- Greig-Smith P.W.** (1980): Foraging, seasonality and nesting of Seychelles sunbird *Nectarinia dussumieri*. *Ibis* 122: 307–321.
- Hainsworth F.R., Wolf L.L.** (1970): Regulation of oxygen consumption and body temperature during torpor in a hummingbird, *Eulampis jugularis*. *Science (New York, N.Y.)* 168: 368–369.
- Hainsworth F.R., Wolf L.L.** (1972a): Power for hovering flight in relation to body size in hummingbirds. *The American Naturalist* 106: 589–596.
- Hainsworth F.R., Wolf L.L.** (1972b): Energetics of nectar extraction in a small, high altitude, tropical hummingbird, *Selasphorus flammula*. *Journal of Comparative Physiology* 80: 377–387.
- Hambly C.** (2004): Comparison of the cost of short flights in a nectarivorous and a non-nectarivorous bird. *Journal of Experimental Biology* 207: 3959–3968.
- Hedrick T.L., Tobalske B.W., Ros I.G., Warrick D.R., Biewener a. a.** (2012): Morphological and kinematic basis of the hummingbird flight stroke: scaling of flight muscle transmission ratio. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 1986–1992.
- Hiebert S.M., Calder W.A.** (1983): Nectar Feeding, Diuresis, and Electrolyte Replacement of Hummingbirds. *Physiological Zoology* 56: 325–334.
- Hou L., Verdirame M., Welch K.C.** (2015): Automated tracking of wild hummingbird mass and energetics over multiple time scales using radio frequency identification (RFID) technology. *Journal of Avian Biology* 46: 1–8.
- Chai P., Dudley R.** (1995): Limits to vertebrate locomotor energetics suggested by hummingbirds hovering in heliox. *Nature* 377: 722–725.
- Chai P., Harrykissoon R., Dudley R.** (1996): Hummingbird hovering performance in hyperoxic heliox: effects of body mass and sex. *The Journal of experimental biology* 199: 2745–55.
- Chai P., Dudley R.** (1996): Limits to flight energetics of hummingbirds hovering in hypodense and hypoxic gas mixtures. *The Journal of experimental biology* 199: 2285–2295.
- Chai P., Chang A.C., Dudley R.** (1998): Flight thermogenesis and energy conservation in hovering hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 201: 963–968.
- Cheke R.A., Mann C.** (2008): Family Nectariniidae (Sunbirds). *Handbook of the birds of the world*. 196–243.
- Chen C.C.W., Welch K.C.** (2014): Hummingbirds can fuel expensive hovering flight completely with either exogenous glucose or fructose. *Functional Ecology* 28: 589–600.
- Janeček Š., Patáčová E., Bartoš M., Padyšáková E., Spitzer L., Tropek R.** (2011): Hovering sunbirds in the Old World: Occasional behaviour or evolutionary trend? *Oikos* 120: 178–183.
- Johnson S.D., Nicolson S.W.** (2008): Evolutionary associations between nectar properties and specificity in bird pollination systems. *Biol. Lett* 4: 49–52.
- Karasov W.H., Phan D., Diamond J.M., Carpenter F.L.** (1986): Food passage and intestinal

- nutrient absorption in hummingbirds. *The Auk* 103: 453–464.
- Kessler D., Baldwin I.T.** (2006): Making sense of nectar scents: the effects of nectar secondary metabolites on floral visitors of *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal* 49: 840–854.
- Kim E.J., Wolf M., Ortega-Jimenez V.M., Cheng S.H., Dudley R.** (2014): Hovering performance of Anna’s hummingbirds (*Calypte anna*) in ground effect. *Journal of the Royal Society, Interface / the Royal Society* 11: 20140505.
- Kohler A., Raubenheimer D., Nicolson S.W.** (2012): Regulation of nutrient intake in nectar-feeding birds: Insights from the geometric framework. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 182: 603–611.
- Lasiewski R.C.** (1963): Oxygen Consumption of Torpid, Resting, Active, and Flying Hummingbirds. *Physiological Zoology* 36: 122–140.
- Lasiewski R.C.** (1964): Body Temperatures, Heart and Breathing Rate, and Evaporative Water Loss in Hummingbirds. *University of Chicago Press* 37: 212–223.
- Lasiewski R.C., Lasiewski R.J.** (1967): Physiological Responses of the Blue-Throated and Rivoli’s Hummingbirds. *The Auk* 84: 34–48.
- Lopez-Calleja M. V.** (2003): The integration of energy and nitrogen balance in the hummingbird *Sebanoides sebanoides*. *Journal of Experimental Biology* 206: 3349–3359.
- Lotz C.N., Nicolson S.W.** (1996): Sugar Preferences of a Nectarivorous Passerine Bird, the Lesser Double- Collared Sunbird (*Nectarinia Chalybea*). *Functional Ecology* 10: pp. 360–365.
- Lotz C.N., Nicolson S.W.** (1999): Energy and water balance in the lesser double-collard sunbird (*Nectarinia chalybea*) feeding on different nectar concentrations. *Journal of Comparative Physiology B* 169: 200–206.
- Lotz C.N., Martínez Del Rio C.** (2004): The ability of rufous hummingbirds *Selasphorus rufus* to dilute and concentrate urine. *Journal of Avian Biology* 35: 54–62.
- Martínez del Rio C., Baker H.G., Baker I.** (1992): Ecological and evolutionary implications of digestive processes: Bird preferences and the sugar constituents of floral nectar and fruit pulp. *Experientia* 48: 544–551.
- Mayr G.** (2003): Phylogeny of Early Tertiary Swifts and Hummingbirds (Aves : Apodiformes). *The Auk* 120: 145–151.
- Mbatha K., Downs C.T., Penning M., Dean W.R.J.** (2002): Nectar passage and gut morphology in the Malachite Sunbird and the Black-capped Lory: implications for feeding in nectarivores. *Ostrich* 73: 138–142.
- McGuire J.A., Witt C.C., Remsen J.V., Corl A., Rabosky D.L., Altshuler D.L., Dudley R.** (2014): Molecular Phylogenetics and the Diversification of Hummingbirds. *Current Biology* 24: 910–916.
- McWhorter T., Martínez del Rio C.** (1999): Food ingestion and water turnover in hummingbirds: how much dietary water is absorbed? *The Journal of experimental biology* 202: 2851–8.
- McWhorter T.J., Martínez del Rio C.** (2000): Does Gut Function Limit Hummingbird Food Intake? *Physiological and Biochemical Zoology: Ecological and Evolutionary Approaches* 73: 313–324.
- McWhorter T.J., Powers D.R., Martínez Del Rio C.** (2002): Are hummingbirds facultatively ammonotelic? Nitrogen excretion and requirements as a function of body size. *Physiological and biochemical zoology* : PBZ 76: 731–743.
- McWhorter T.J.** (2003): Modulation of ingested water absorption by Palestine sunbirds: evidence for adaptive regulation. *Journal of Experimental Biology* 206: 659–666.
- McWhorter T.J.** (2004): Renal function in Palestine sunbirds: elimination of excess water does not constrain energy intake. *Journal of Experimental Biology* 207: 3391–3398.
- McWhorter T.J., Bakken B.H., Karasov W.H., Martínez del Rio C.** (2006): Hummingbirds rely on both paracellular and carrier-mediated intestinal glucose absorption to fuel high metabolism. *Biology letters* 2: 131–4.
- McWhorter T.J., Caviedes-Vidal E., Karasov W.H.** (2009): The integration of digestion and osmoregulation in the avian gut. *Biological Reviews* 84: 533–565.
- Mittelbach M., Yurkov A.M., Nocentini D., Nepi M., Weigend M., Begerow D.** (2015): Nectar sugars and bird visitation define a floral niche for basidiomycetous yeast on the Canary Islands. *BMC Ecology* 15: 2.
- Napier K.R., Purchase C., McWhorter T.J., Nicolson S.W., Fleming P. a.** (2008a): The sweet life: diet sugar concentration influences paracellular glucose absorption. *Biology letters* 4: 530–533.

- Napier K.R., McWhorter T.J., Fleming P. a.** (2008b): Mechanism and rate of glucose absorption differ between an Australian honeyeater (Meliphagidae) and a lorikeet (Loriidae). *The Journal of experimental biology* 211: 3544–3553.
- Napier K.R., McWhorter T.J., Nicolson S.W., Fleming P.A.** (2013): Sugar Preferences of Avian Nectarivores Are Correlated with Intestinal Sucrase Activity. *Physiological and Biochemical Zoology* 86: 499–514.
- Nicolson S.W.** (2002): Pollination by passerine birds: why are the nectars so dilute? *Comparative Biochemistry and Physiology Part B: Biochemistry and Molecular Biology* 131: 645–652.
- Nicolson S.W., Fleming P.A.** (2003): Energy balance in the Whitebellied Sunbird *Nectarinia talatala*: constraints on compensatory feeding , and consumption of supplementary water. *Functional Ecology* 17: 3–9.
- Ortega-Jimenez V.M., Dudley R.** (2012a): Flying in the rain: hovering performance of Anna's hummingbirds under varied precipitation. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 279: 3996–4002.
- Ortega-Jimenez V.M., Dudley R.** (2012b): Aerial shaking performance of wet Anna's hummingbirds. *Journal of The Royal Society Interface* 9: 1093–1099.
- Padyšáková E., Janeček Š.** (2016): Sunbird hovering behavior is determined by both the forager and resource plant. *Biotropica* 0: 1–7.
- Paton D.C.** (1982): The diet of the New Holland honey eater, *Phylidonyris novaehollandiae*. *Australian Journal of Ecology* 7: 279–298.
- Pearson O.P.** (1950): The Metabolism of Hummingbirds. *The Condor* 52: 145–152.
- Powers D.R., Getsinger P.W., Tobalske B.W., Wethington S.M., Powers S.D., Warrick D.R.** (2012): Respiratory evaporative water loss during hovering and forward flight in hummingbirds. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology* 161: 279–285.
- Preest M.R., Folk D.G., Beuchat C.A.** (2003): Decomposition of nitrogenous compounds by intestinal bacteria in Hummingbirds. *The Auk* 120: 1091.
- Prinzinger R., Lübben I., Schuchmann K.L.** (1989): Energy metabolism and body temperature in 13 sunbirds species (Nectariniidae). *Comparative Biochemistry and Physiology* 92: 393–402.
- Prinzinger R., Schafer T., Schuchmann K.L.** (1992): Energy metabolism, respiratory quotient and breathing parameters in two convergent small bird species: The fork-tailed sunbird *Aethopyga christinae* (Nectariniidae) and the chilean hummingbird *Sephanoides sephanoides* (Trochilidae). *Journal of Thermal Biology* 17: 71–79.
- Purchase C., Fleming P., Nicolson S.** (2010): Added salt helps sunbirds and honeyeaters maintain energy balance on extremely dilute nectar diets. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 180: 1227–1234.
- Purchase C., Napier K.R., Nicolson S.W., McWhorter T.J., Fleming P.A.** (2013a): Gastrointestinal and renal responses to variable water intake in whitebellied sunbirds and New Holland honeyeaters. *The Journal of Experimental Biology* 216: 1537–1545.
- Purchase C., Nicolson S.W., Fleming P.A.** (2013b): Salt intake and regulation in two passerine nectar drinkers: White-bellied sunbirds and New Holland honeyeaters. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 183: 501–510.
- Pyke G.H.** (1980): The foraging behaviour of Australian honeyeaters: a review and some comparisons with hummingbirds. *Australian Journal of Ecology* 5: 343–369.
- Pyke G.H.** (1981): Why hummingbirds hover and honeyeaters perch. *Animal Behaviour* 29: 861–867.
- Rayner J.M. V.** (1979): A new approach to animal flight mechanics. *Journal of Experimental Biology* 80: 17–54.
- Rieght J., Fainová D., Antczak M., Sedláček O., Hořák D., Reif J., Pešata M.** (2011): Food niche differentiation in two syntopic sunbird species: A case study from the Cameroon Mountains. *Journal of Ornithology* 152: 819–825.
- Roxburgh L., Pinshow B.** (2000): Nitrogen Requirements of an Old World Nectarivore, the Orange Tufted Sunbird *Nectarinia osea*. *Physiological and Biochemical Zoology* 73: 638–645.
- Roxburgh L., Pinshow B.** (2002a): Digestion of nectar and insects by Palestine sunbirds. *Physiological and biochemical zoology : PBZ* 75: 583–9.
- Roxburgh L., Pinshow B.** (2002b): Ammonotely in a passerine nectarivore: the influence of renal and post-renal modification on nitrogenous waste product excretion. *The Journal of experimental biology*

205: 1735–45.

Sapir N., Dudley R. (2013): Implications of floral orientation for flight kinematics and metabolic expenditure of hover-feeding hummingbirds. *Functional Ecology* 27: 227–235.

Savile D.B.O. (1950): The Flight Mechanism of Swifts and Hummingbirds. *The Auk* 67: 499–504.

da Silva L.P., Ramos J.A., Olesen J.M., Traveset A., Heleno R.H. (2014): Flower visitation by birds in Europe. *Oikos* 123: 1377–1383.

Skadhauge E. (1981): Osmoregulation in birds. *Springer-Verlag, Chapter 1*: 1-12

Smith F.M., West N.H., Jones D.R. (2000): The Cardiovascular System. *Sturkie's Avian Physiology, Fifth Edition, Chapter 9*: 141-231

Song J., Luo H., Hedrick T.L. (2014): Three-dimensional flow and lift characteristics of a hovering Ruby-throated hummingbird. *Journal of the Royal Society Interface* 11: 20140541.

Stiles F.G. (1981): Geographical Aspects of Bird-Flower Coevolution, with Particular Reference to Central America. *Missouri Botanical Garden Press*: 323–351.

Suarez R.K., Lighton J.R., Moyes C.D., Brown G.S., Gass C.L., Hochachka P.W. (1990): Fuel selection in rufous hummingbirds: ecological implications of metabolic biochemistry. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 87: 9207–9210.

Suarez R.K., Lighton J.R., Brown G.S., Mathieu-Costello O. (1991): Mitochondrial respiration in hummingbird flight muscles. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 88: 4870–4873.

van Tets I.G., Nicolson S.W. (2000): Pollen and the nitrogen requirements of the lesser double-collared sunbird. *Auk* 117: 826–830.

Tobalske B.W. (2007): Biomechanics of bird flight. *The Journal of experimental biology* 210: 3135–3146.

Tobalske B.W. (2010): Hovering and intermittent flight in birds. *Bioinspiration & Biomimetics* 5: 045004.

Tsahar E., del Rio C.M., Arad Z., Joy J.P., Izhaki I. (2005): Are the low protein requirements of nectarivorous birds the consequence of their sugary and watery diet? A test with an omnivore. *Physiological and biochemical zoology* 78: 239–245.

Tsahar E., Arad Z., Izhaki I., Martínez C. (2006): Do Nectar- and Fruit-Eating Birds Have Lower Nitrogen Requirements Than Omnivores? an Allometric Test. *Auk* 123: 1004–1012.

Warrick D.R., Tobalske B.W., Powers D.R. (2005): Aerodynamics of the hovering hummingbird. *Nature* 435: 1094–1097.

Weis-Fogh T. (1972): Energetics of Hovering Flight in Hummingbirds and in *Drosophila*. *Journal of Experimental Biology* 56: 79–104.

Welch K.C., Allalou A., Sehgal P., Cheng J., Ashok A. (2013): Glucose Transporter Expression in an Avian Nectarivore: The Ruby-Throated Hummingbird (*Archilochus colubris*). *PLoS ONE* 8.

Welch Jr. K.C., Suarez R.K. (2007): Oxidation rate and turnover of ingested sugar in Anna's (*Calypte anna*) and rufous (*Selasphorus rufus*) hummingbirds. *Journal of Experimental Biology* 210: 2154–2162.

Wester P. (2013a): Feeding on the wing: Hovering in nectar-drinking Old World birds - More common than expected. *Emu* 114: 171–183.

Wester P. (2013b): Sunbirds hover at flowers of *Salvia* and *Lycium*. *Ostrich: Journal of African Ornithology* 84: 27–32.

Westerkamp C. (1990): Bird-flowers: hovering versus perching exploitation. *Botanica Acta* 103: 366–371.

Witteveen M., Brown M., Downs C.T. (2014): Does sugar content matter? Blood plasma glucose levels in an occasional and a specialist avian nectarivore. *Comparative Biochemistry and Physiology - A Molecular and Integrative Physiology* 167: 40–44.

Wolf L.L., Hainsworth F.R. (1971): Time and Energy Budgets of Territorial Hummingbirds. *Ecology* 52: 980–988.

Yanega G.M., Rubega M.A. (2004): Hummingbird jaw bends to aid insect capture. *Nature* 428: 2004.

Yokota S.D., Benyajati S., Dantzler W.H. (1985): Comparative Aspects of Glomerular Filtration. *Renal Physiology* 8: 193–221.

Zimmer K. (1943): Der Flug des Nektarvogels (*Cinnyris*). *Journal Für Ornithologie* 4: 371–387.

